

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

В.А. ТЕРЕХОВА

МИКРОМИЦЕТЫ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ



НАУКА

РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ
НАУК

МОСКОВСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА

ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ
ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

ИНСТИТУТ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
ПОЧВОВЕДЕНИЯ

RUSSIAN
ACADEMY
OF SCIENCES

MOSCOW
STATE
UNIVERSITY

A.N. SEVERTSOV INSTITUTE
OF ECOLOGY
AND EVOLUTION

INSTITUTE
OF ECOLOGICAL
SOIL SCIENCE

V. A. TEREKHOVA

MICROMYCETES

IN ECOLOGICAL
EVALUATION
OF AQUATIC
AND TERRESTRIAL
ECOSYSTEMS



MOSCOW NAUKA 2007

В. А. ТЕРЕХОВА

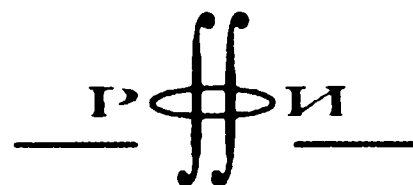
МИКРОМИЦЕТЫ

В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ



МОСКВА НАУКА 2007

УДК 574
ББК 28.08
Т35



*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 06-04-62042*

Терехова В.А.

Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем / В.А. Терехова ; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ин-т экологического почвоведения МГУ. – М. : Наука, 2007. – 215 с. – ISBN 5-02-034200-9 (в пер.).

Монография посвящена характеристике биоиндикационного потенциала микроскопических грибов на разных уровнях организации – на уровне сообществ, популяций и организмов. Обобщены результаты многолетних (1980–2004 гг.) экспериментальных исследований автора и литературные данные о реакции микромицетов из разных эколого-трофических групп на техногенные и природно-климатические воздействия в наземных и водных экосистемах. Впервые проведено сравнение структурно-функциональной организации сообществ грибов в двух средах – воде и почве. Предложен подход к выбору наиболее информативных микологических параметров для экологической оценки природных сред.

Для экологов, микологов и биологов широкого профиля.

По сети «Академкнига»

Terekhova V.A.

Micromycetes in ecological evaluation of aquatic and terrestrial ecosystems / V.A. Terekhova ; A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Institute of Ecological Soil Science of Moscow Lomonosov State University. – М. : Nauka, 2007. – 215 p. – ISBN 5-02-034200-9 (In cloth).

This monograph is dedicated to the description of the bioindication potential of microscopic fungi at different levels of organization – communities, populations and organisms. There are summed up results of the own author's long-time (1980–2004) experimental investigation as well as published data concerning the reactions of micromycetes from different ecological and trophical groups in response to industrial and natural influences in aquatic and terrestrial ecosystem. For the first time the comparison of the structures and functions of terrigenic micromycete communities in two media are carried out in water and soil. An approach to the selection of more informative mycological parameters for ecological estimation of environment is proposed.

В оформлении переплета использованы фотографии А.Г. Семенова

ISBN 5-02-034200-9

© Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Институт экологического почвоведения МГУ, 2007

© Терехова В.А., 2007

© Редакционно-издательское оформление.
Издательство «Наука», 2007

ОТ АВТОРА

Одной из важнейших задач современной экологии является совершенствование оценки качества природных сред. Ввиду недостаточности системы санитарно-гигиенических нормативов, основанной на химических анализах загрязняющих веществ, большое внимание привлекает биотическая концепция экологического контроля, которая базируется на фундаментальных трудах С.С. Шварца (1976, 1979), Н.С. Строганова (1981, 1983) и др. Теоретическое обоснование взаимосвязи состояния биоты и устойчивости природных комплексов (Федоров, 1975; Свирежев, Логофет, 1978; Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989; Добровольский, Никитин, 2000; и др.) способствует созданию различных систем биотических показателей, информативных для экологического нормирования вредных воздействий и оценки качества водных и наземных экосистем (Инсарова, Инсаров, 1989; Абакумов и др., 1991; Гузев, Левин, 1991; Воробейчик и др., 1994; Остроумов, 2000; Черненкокова, 2002; Звягинцев и др., 2002; и др.).

Грибы как неотъемлемый компонент наземных и водных биоценозов контролируют широкий спектр биосферных функций, среди которых разложение органических веществ является наиболее существенной (Одум, 1986). Грибам в экосистемах отводятся особый экогоризонт и роль посредников между живым и косным веществами биосферы (Каратыгин, 1994).

Процессы, сопровождающие антропогенную трансформацию микобиоты, могут привести к разрушению регуляторных механизмов и сбалансированности биосинтеза и биодеструкции органических веществ на Земле. В связи с этим представляется актуальной проблема оценки биоиндикационной значимости микологических показателей, которая в равной мере волнует специалистов в области экологии микро- и макромицетов.

Благодаря работам отечественных и зарубежных исследователей достигнут большой прогресс в изучении техногенных изменений грибов (Жданова, Василевская, 1982; 1988; Жданова и др., 1990а, б, 1991, 1994, 1995; Мирчинк, 1988; Евдокимова, 1995; Марфенина, 1999; Nordgren et al., 1983; Baath, 1989; Zak, 1992; Gadd et al., 1999, 2002; и др.). При характеристике микобиоты используют как

интегральные показатели (общую численность, объем биомассы и пр.), так и различные структурные индексы (разнообразие, выравненности видов и пр.) (Christensen, 1989 и др.; Методы почвенной микробиологии..., 1991; Чернов, 1991). Однако их биоиндикационная значимость, подходы к выбору приоритетных для решения экологических задач исследованы не в полной мере.

При разных уровнях и видах воздействий нередко отмечается разнонаправленность изменений одних и тех же показателей. До сих пор нет обобщающих исследований, в которых был бы предложен подход к выбору информативных микодиагностических критериев. Остается неопределенной возможность использования параметров развития грибов при градуировании (ранжировании) экологического качества водных и наземных экосистем.

В связи с этим особую актуальность имеют выявление экологических особенностей сообществ микромицетов в водных и наземных экосистемах и оценка экологической информативности микобиотических параметров.

Современное развитие основных положений экологии сообществ водных (Дудка, 1985) и почвенных микромицетов (Мирчинк, 1988), а также достижения популяционной биологии грибов (Дьяков, 1998) и многочисленные данные о реакции отдельных видов на абиотические и биотические факторы позволяют проанализировать биоиндикационный потенциал микобиоты на разных уровнях организации в водных и наземных биотопах.

В книге на основе результатов многолетних экспериментальных исследований микромицетов разных эколого-трофических групп предлагается концепция дифференцированного подхода к выбору микологических параметров, информативных для экологической оценки природных объектов. Различия в диагностической ценности признаков в зависимости от условий характерны для всех уровней организации микромицетов (сообщества, популяции, организмы).

Биоиндикационная эффективность микромицетов с разным эколого-трофическим статусом в одних и тех же условиях неодинакова. В экологической оценке водных экосистем помимо облигатноводных существенное значение имеют терригенные микромицеты. В популяциях фитопатогенных почвообитающих грибов (факультативных биотрофов) реакции на изменения окружающей среды отчетливее проявляются по морфологическим критериям, в то время как у фитопатогенов, более тесно связанных с питающими растениями (облигатных биотрофов), экологическая информативность морфолого-культуральных признаков ниже, чем по другим, в частности по изоферментным, маркерам.

В систему биотических параметров для оценки техногенных воздействий целесообразно включать комплекс микологических показателей, состоящий из общих и структурных индексов (численность, биомасса, индексы видового разнообразия, выравнимости видов, морфобиологическая структура биомассы, морфолого-культуральные типы колоний, электроморфы ферментов и др.). Оптимизировать набор микоиндикационных параметров следует на основе оценки их вариабельности (коэффициентов вариации, соотношения внутривариантных и межвариантных дисперсий). Предпочтение следует отдавать характеристикам, наименее варьирующим в одинаковых условиях.

В дополнение к основным показателям ценотического и популяционного уровней предлагается рассматривать результаты лабораторного био(мико)тестирования экологической токсичности компонентов среды, которые являются опережающими индикаторами изменений основных (природных) показателей.

В монографии впервые проведено сравнение структурно-функциональной организации сообществ микромицетов в водных и наземных условиях. Выявлены особенности распределения грибов в водной толще, донных отложениях, почвах разных типов. Охарактеризованы пространственная и временная вариабельность общей численности, биомасса, таксономический состав грибов. Большая динамичность и мозаичность распределения терригенных грибов в водной толще обусловлены особенностями развития грибов и отражают транзитный характер среды обитания без определенной стратификации субстрата для микромицетов. В почве распределение грибов сопряжено с формированием почвенного профиля в результате постоянно протекающих процессов минерализации органического вещества.

Сообщества терригенных микромицетов могут быть использованы в экологической оценке как наземной, так и водной среды обитания наряду с облигатноводными грибами.

На основе анализа популяций разных трофических групп микромицетов показано, что существуют различия в биоиндикационной ценности морфолого-физиологических и молекулярно-биологических показателей у облигатных и факультативных биотрофов.

На организменном уровне чувствительность спор *Fusarium oxysporum* к стандартному токсиканту сравнения показывает возможность применения микромицетов для лабораторного биотестирования экологической токсичности природных сред и объектов.

Работа является многоплановой и затрагивает биоиндикационные аспекты изучения микромицетов в условно ненарушенных биотопах (природно-климатические воздействия) и под влиянием

различных техногенных факторов (тяжелые металлы, нефть и нефтепродукты, засоление, сточные воды, транспортная нагрузка, смешанное загрязнение), а также лабораторное биотестирование токсичности сред и объектов окружающей среды.

Изучены терригенные и облигатноводные микроскопические грибы, типичные сапротрофы и микромицеты, в разной степени склонные к биотрофии растений и животных (рыб).

Комплексность исследования обусловила использование разнообразных микробиологических, гидробиологических, фитопатологических, биохимических и физико-химических методов и анализа широкого спектра признаков. Основные методы исследования микромицетов включали: выделение грибов (высев на питательные среды, изоляция с пораженных растений, на «приманки»), интродукцию чистых культур в исследуемые образцы, световую и люминесцентную микроскопию, газовую хроматографию, электрофорез белков и изоферментов. Основными регистрируемыми параметрами были: общая численность, общая биомасса, соотношение спор и мицелия, индексы разнообразия сообществ, скорость минерализации, изоферментные спектры, морфолого-культуральные признаки колоний, накопление биомассы, прорастание спор.

В основу работы положены исследования, проведенные в период 1980–2004 гг. Натурные исследования охватывают более двадцати типов наземных и водных экосистем: почвы европейской части России, Западной Сибири и Приполярного Урала, агроэкосистемы России (Московская и Свердловская области, Краснодарский край и Приморье), Туркмении, Белоруссии и Эстонии, водоемы Волжского бассейна (крупные водохранилища, малые и средние реки, озера). Исследовано более четырех тысяч образцов из биотопов разных типов (почвы, донные отложения, природные и сточные воды, рыбы, пораженные растения). Большая часть наблюдений проводилась по сезонам (весна, лето, осень) и в межгодовой (2–5-летней) динамике. Часть результатов получена в лабораторных экспериментах по моделированию загрязнения и оценке экологической токсичности объектов. Микробиологический анализ проводился в 3–5 повторностях. Статистическая обработка данных проводилась с помощью пакета программ Statistica-6.0, MS Excel 5.0, Biodiversity.

Главное внимание в работе сфокусировано на следующих вопросах:

- сравнить структурно-функциональные особенности сообществ микромицетов в водных и наземных экосистемах, в условно чистых и техногенно преобразованных биотопах (*уровень сообществ*);

- проанализировать биоиндикационную значимость популяционных признаков на примере группы фитопатогенных грибов (*популяционный уровень*);
- изучить реакции отдельных видов микроскопических грибов на некоторые воздействия (*организменный уровень*);
- охарактеризовать информативность микобиотических параметров в экологической оценке техногенных воздействий на природные объекты.

Результаты, представленные в монографии, получены в ходе исследований по научным программам лаборатории экологических функций почв Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Института почвоведения МГУ–РАН, кафедры микологии и альгологии МГУ, лаборатории микологических исследований Института экологии Волжского бассейна РАН; а также по грантам, поддержанным Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ 02-04-48870, 99-04-48947, 96-04-50775, 02-04-62051, 02-04-58599, 03-04-06522), Государственной научно-технической программой «Биоразнообразие» (1995–2001, 2003–2004), программой Научно-исследовательской работы Министерства природных ресурсов России, а также Международным научно-техническим центром (проект ISTC № 2216) и НАТО (проект PDD(CP)-LST.CLG 979820).

Выражаю глубокую признательность зав. лаб. экологических функций почв, директору Института экологического почвоведения МГУ академику Г.В. Добровольскому за неустанное внимание, доброжелательное отношение и поддержку работы. Моя искренняя благодарность научному руководителю многолетних совместных исследований, зав. каф. микологии и альгологии МГУ проф. Ю.Т. Дьякову за плодотворное сотрудничество. При обсуждении рукописи были весьма полезны консультации проф. И.А. Дудки, д.б.н. О.Е. Марфениной, д.б.н. О.Ф. Филенко, д.б.н. В.А. Мельника, д.б.н. П.А. Кожевина, д.б.н. И.И. Сидоровой, которым моя особая благодарность за участие и ценные советы. На разных этапах моими соавторами были: Т.А. Семенова, С.Я. Трофимов, Л.М. Полянская, А.В. Головченко, А.В. Дарага (Шнырева), И.А. Можина, Л.М. Супрун, Е.Н. Биланенко, В.К. Шитиков. Им, а также всем другим моим коллегам и аспирантам, организаторам и участникам экспедиций ИЭВБ РАН, ЦЛГПБЗ, сотрудникам других научных учреждений, в содружестве с которыми были проведены многочисленные исследования и получены результаты, вошедшие в представленную работу, выражаю благодарность за помощь в работе.

ГЛАВА 1

ГРИБЫ КАК ОБЪЕКТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Роль грибов в функционировании природных экосистем

Одной из главных структурных и функциональных составляющих биологических систем Земли являются сообщества грибов.

По количеству описанных видов грибы занимают второе место в ряду других групп организмов, уступая лишь беспозвоночным животным. В действительности же известные по публикациям 70 000–100 000 видов грибов (в зависимости от подходов к трактовке таксонов) по признанию специалистов составляют лишь двадцатую часть их истинного числа. Пересмотр представлений о природе грибов, признание за ними статуса особой эволюционной группы организмов и выделение отдельного царства грибов (Mycota, или Fungi) называют одним из крупнейших событий в биологии XX в. (Мухин и др., 2000).

Грибы являются жизненно необходимым компонентом для функционирования и саморегулирования наземных и водных экосистем нашей планеты и ее биосферы. Образую особый экогоризонт, они контролируют широкий спектр экосистемных функций – первичную и вторичную продуктивность, регенерацию биофильных элементов путем разложения растительных и животных остатков и перевода элементов из геологического в биологический круговорот, в качестве редуцентов выполняют роль посредников между живым и косным веществом биосферы (рис. 1) (Burford et al., 1994; Мухин и др., 2000; Каратыгин, 1994).

Во всех средах биосферы – почвенной, водной и воздушной – грибы могут спорулировать, поддерживать численность в аэробных, а некоторые и в анаэробных условиях (Griffith et al., 2002; Кураков, 2003). Отмечается, что среди многообразия живых ор-

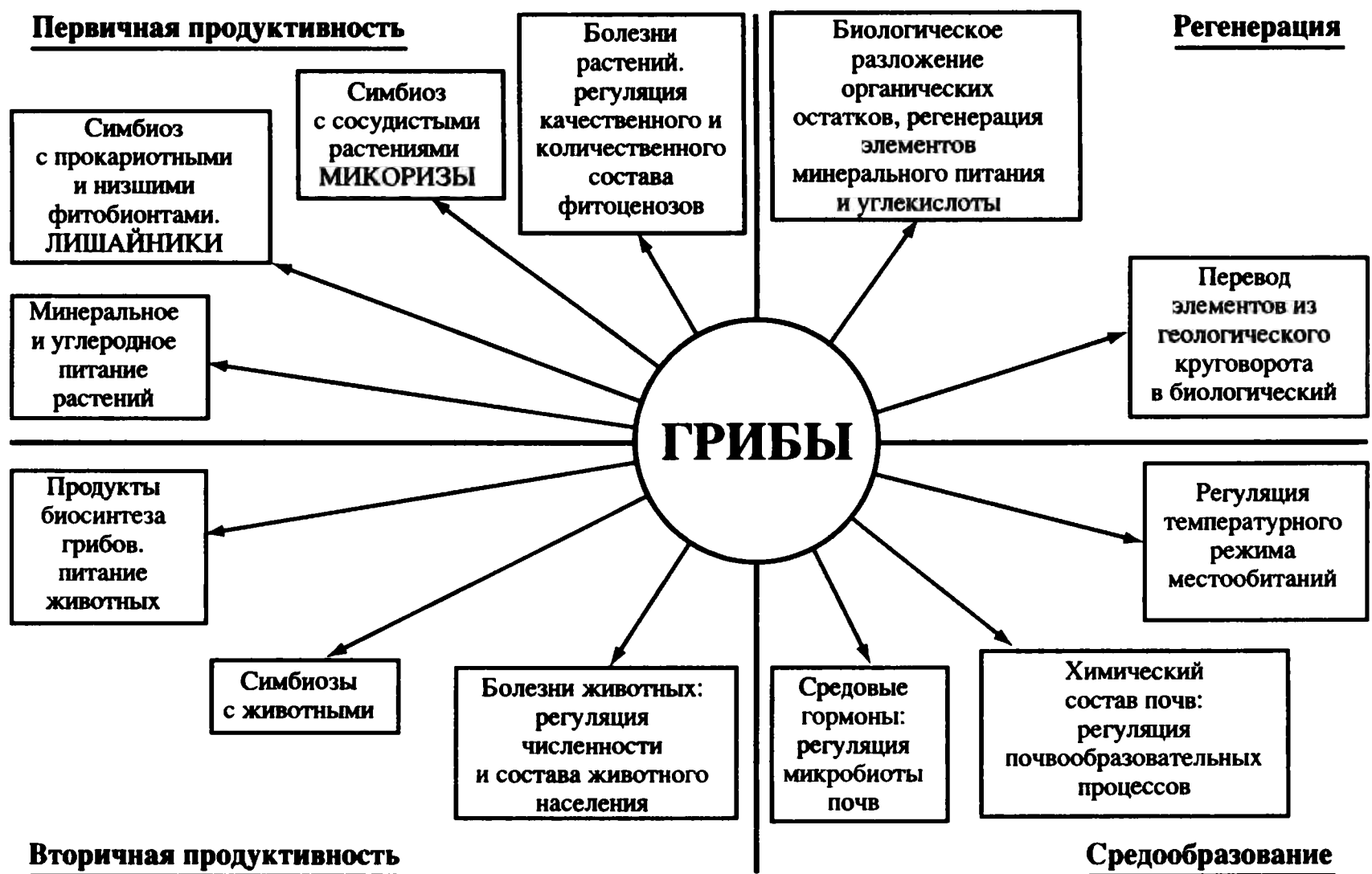


Рис. 1. Экологические процессы, контролируемые грибами в лесных биogeоценозах (по: Мухину и др., 2000)

ганизмов по способности осваивать экологические ниши грибы, возможно, не имеют себе равных (Бондарцева, 2000).

Грибы управляют таким важнейшим природным явлением, как средообразование. Особо значительна средообразующая роль грибов в почвах: они активно участвуют в регуляции почвообразовательных процессов, структурированности, кислотности, температурных характеристик почв, контролируют структуру и функциональную активность почвенной биоты, состав органического вещества почв. Установлено, что в лесной подстилке на долю грибной биомассы приходится 78–90% биомассы всех микроорганизмов. На основании расчетов сделано предположение, что при исключении вклада грибов в процессы минерализации растительного опада каждые 50 лет высота лесной подстилки может увеличиваться в среднем примерно на 1 м (Бурова, 1986).

По сравнению с наземными экосистемами исследованию экологической роли грибов в водных условиях посвящено меньше работ. Известно, что грибы принимают активное участие в трансформации органического субстрата в водоемах и водотоках, делая его более доступным для бактерий. Однако роль грибов в водоемах не ограничивается деструкционными функциями: колонизируя труднодоступные для других организмов субстраты,

наращивая при этом значительную биомассу, они сами включаются в трофические цепи как источник питания ряда гидробионтов. Активно продуцируя в водной среде биологически активные вещества и ферменты, грибы могут существенно изменять ее физико-химические параметры и активность других компонентов биоты (Дудка, 1985).

В зависимости от характера питания и приуроченности к питающему субстрату выделяют различные эколого-трофические группы, среди которых наиболее изученными в экологическом отношении следует считать сапротрофов почвенных и надпочвенных местообитаний.

В водных и наземных условиях грибы вступают в многообразные контакты (биотрофия, паразитизм, симбиотрофия и т.п.) с другими элементами экосистем – представителями разных царств и видов. Большую роль в обеспечении устойчивости лесных экосистем играют микоризообразующие виды – корни 80% видов высших растений вступают в симбиотические отношения с грибами (Agerer, 1991).

Грибы способны изменять количественные показатели биомассы, благодаря чрезвычайно высокой изменчивости и пластичности изменять патогенность, агрессивность и вирулентность, влиять на видовое разнообразие растений, животных, микробиоты. Все это определяет их роль как постоянного участника процессов оптимизации структурно-функционального устройства экосистем.

При естественном развитии биоценозов динамика накопления биомассы должна уравниваться динамикой ее разложения. Невыполнение этого условия, в конце концов, чревато экологическими катастрофами. Большая роль в обеспечении устойчивости водных и наземных экосистем отводится грибам.

По сравнению с другими организмами грибы считаются довольно устойчивыми к действию токсических веществ. Объяснением этому может быть высокий адаптационный потенциал и хорошая регенерирующая способность грибов – за 24 ч прирост длины мицелия может достигать 1 км (Рейвн и др., 1990). Кроме того, грибы способны нейтрализовать разнообразные токсические элементы, выделяя большое количество органических кислот, которые образуют с ними менее токсичные комплексы (Евдокимова, 1984).

1.2. Современные направления экологических исследований грибов

Кратко характеризуя основные тенденции в развитии экологии грибов, необходимо подчеркнуть, что за последние 3–4 десятилетия эта область микологии восприняла все современные общеэкологические методы и подходы. Составление списков видов и флористический анализ микобиоты в тех или иных условиях обитания перестали быть единственным экологическим направлением микологии. При этом изучение *биоразнообразия грибов* в настоящее время представляет собой одно из важных направлений, которое тесно связано как с проблемами охраны, устойчивости экосистем, так и теоретическими эволюционно-генетическими аспектами биологии.

Исследования биоразнообразия грибов приобрели более организованный и структурированный характер на основе ряда научных подходов, сформировавшихся к настоящему времени при активном участии наших ученых.

Успешное развитие получили *зонально-географический* (Сизова, 1953; Мишустин, 1954; Бабьева, 1983; Чернов, 2000; и др.), *сукцессионный и вертикально-ярусный подходы*, способствующие изучению *взаимодействия видов* в сообществах (Частухин, Николаевская, 1969; Озерская, Мирчинк, 1981; Полянская, 1996; Сидорова, Великанов, 2000; Терехова, Семенова, 2004; и др.).

Привлечение общеэкологических количественных методов анализа в микологию и широкое использование математических коэффициентов и индексов видового разнообразия (Christensen, 1989; Чернов, 1991; Мэгарран, 1992) позволяют оценивать и сравнивать разнообразие и структуру сообществ грибов из разных местообитаний в абстрактных показателях (Озерская, 1980; Мирчинк и др., 1981; Мирчинк, Паников, 1985; Чернов, 1997, 2000; и др.).

Методическим прорывом («бумом») можно назвать появившуюся в последнее время возможность использования новых способов оценки разнообразия грибов на основе молекулярно-биологических технологий (Булат и др., 1995; и др.). Весьма перспективным представляется это направление и в отношении поиска и конструирования чувствительных к поллютантам биосенсоров на основе грибных культур. Традиционный чашечный метод посева на питательные среды для характеристики разнообразия дополнен методом анализа профилей метиловых жирных кислот и других липидных компонентов грибов (Vaskovsky et al., 1991; и др.).

Своеобразным методом оценки функционального разнообразия микроорганизмов служит мультисубстратный анализ природных сред (воды, почвенной суспензии и др.) по системе «Эколог», разработанной П.А. Кожевиным и М.В. Горленко. Метод заключается в исследовании немедленного использования микробиотой набора из 30–70 субстратов по образованию окрашенного формаза из тетразолия (Горленко и др., 1996; Кожевин, 2000; Горленко, 2001). При этом получаются статистически достоверные различия между разными образцами, которые, однако, трудно интерпретировать концептуально (Заварзин, 2004). Работа над его эффективным использованием для выявления разнообразия метаболического потенциала грибных сообществ в разных биотопах продолжается.

Техническое совершенствование методов микроскопии позволяет учитывать биомассу грибов в воде и почве, давать оценку ее морфобиологической структуре (соотношению спор и мицелия), анализировать жизнеспособность клеток и судить о вкладе грибной биомассы в запасы и трансформацию органического вещества природных экосистем (Кожевин, 1976, 2000; Терехова и др., 1991; Терехова, Швед, 1992; Головченко, Полянская, 1996; и др.).

Перечисленные подходы и методические приемы находят применение в изучении разных трофических групп и на разных уровнях организации грибов. При этом некоторые направления экологии грибов характеризуются наиболее бурным развитием.

Особый интерес в настоящее время вызывают исследования, посвященные микоризообразующим грибам. Несмотря на большое практическое значение, довольно длительный период этой группе грибов уделяли внимание лишь немногие специалисты (Селиванов, 1977; Шубин, 1990; Шубин, Предтеченская, 1996). Большие надежды связаны с использованием методов молекулярно-генетического анализа при оценке биоразнообразия и трансформации сообществ микоризообразующих грибов под влиянием антропогенных факторов (Agerer, 1991; Коваленко, Иванов, 1998; Agerer et al., 2002; Eberhardt, 2002; Мухин и др., 2002; Иванов, 2002, 2003; Rudawska et al., 2003; Веселкин, 2004).

Использование эколого-генетического подхода (Дьяков, 1998) и широкого спектра фитопатологических, физиологических, культурально-морфологических и молекулярных методов обеспечивает эффективный анализ природных популяций фитопатогенных грибов (Дьяков, Супрун, 1984; Пантелеймонова, 1985; Левитин, 1986; Супрун и др., 1986; Можина и др., 1986; Дарага и др., 1986; Портянкин и др., 1988; Терехова, 1988; Терехова и др., 1991; Михайлова, Тырышкин, 1994; Булат и др., 1995; Гари-

фуллина и др., 1996; Лекомцева, 1996; Дьяков, 1998; D'yakov, Gorlenko, 1998; Дьяков и др., 2001; и др.).

На данном этапе интенсивное развитие получили работы по изучению опасных для человека и животных паразитных и оппортунистических видов грибов, многие из которых обитают как в наземных, так и водных условиях (Нейш, Хьюз, 1984; Дудка и др., 1988а,б, 1991; Samy, 1991; Samy, Shoulkamy, 1991; Miller, 1992; Hoog de, 1996; Marfenina, 1996, 2004; Cooley et al., 1998; Cuero et al., 1998; Марфенина, 1999; Петрова-Никитина и др., 2000; Наумов и др., 2002; Иванова, 2002; Ильина и др., 2002; Клясова и др., 2002; Лихачев, Еланский, 2002; и др.).

Потребность в создании высокоэффективных биотехнологических производств с участием грибов в качестве продуцентов многих биологически активных веществ, белков, липидов, пигментов и пр. (Феофилова, 2002), а также как необходимого звена замкнутых, безотходных производственных циклов (Терехова и др., 1996), постоянно поддерживает активный интерес к изучению чистых культур макро- и микромицетов (Гарибова и др., 2002; Buchalo et al., 2002; Bisko et al., 2002; Морозова, 2003; Solomko et al., 2003; и др.). Результаты многочисленных исследований организменного уровня, посвященные изучению реакций отдельных видов грибов на внешние воздействия, вносят весомый вклад в развитие многих важных теоретических аспектов экологии, расширяя представления об адаптационном потенциале грибов (Мирчинк, 1988; Марфенина, Попова, 1988; Марфенина, 1994; Иванова, Марфенина, 1998; Иванов и др., 2002; Григорьев, 2003; Струнникова и др., 2004; Cuero et al., 1998, 2003; и др.).

В рамках перечисленных направлений выполнено много работ и накоплено большое количество данных, позволяющих судить о степени реагирования макро- и микромицетов на изменения условий окружающей среды. Как правило, фиксируются такие синэкологические показатели микобиоты, как общая численность, число видов, их встречаемость, биомасса и длина мицелия и т.п. (Ruhling, 1978; Nordgren, Baath, 1983; Ruhling, Tyler, 1984; Yamamoto et al., 1985; Gobl, Mutsch, 1985; Tyler, 1985, 1991; Евдокимова, 1995; Кирева, 1995; Кирцидели и др., 1996; Марфенина 1999; Кирцидели, 2001; Ананьева, 2003; и др.). Тем не менее биоиндикационная значимость и экологическая информативность этих параметров развития макромицетов и микромицетов в экологической оценке качества природных экосистем остаются малоисследованными.

Что касается макромицетов, то, по мнению некоторых экологов, эфемерность и нерегулярная продукция плодовых тел затрудняют биоиндикационные исследования этой группы грибов

(Черненкова, 2002; и др.). Вместе с тем выявлен ряд интересных особенностей в накоплении токсикантов в зависимости от трофической характеристики высших грибов (Lepsova, Mejstrik, 1988). Так, исследования концентрирования ряда тяжелых металлов (Pb, Co, Cd, Cu, Mn, Zn, Ni) в 20 видах макромицетов показали, что максимальное накопление загрязняющих веществ было характерно для сапротрофов, промежуточное – для паразитирующих и микоризных видов и минимальное – для грибов, разлагающих древесину.

Различия в концентрировании металлов у грибов в зависимости от трофической приуроченности наблюдались и в других работах. Показано, что микоризообразующий вид (*Boletus edulis*) накапливал до 300 мг/кг Pb, тогда как вид-деструктор древесины (*Macrolepiota procera*) – 170 мг/кг (Liukkonen-Lilja et al., 1983). Есть и противоположные данные, в частности, несколькими авторами выявлено 2–3-кратное превышение уровня накопления свинца у грибов-деструкторов древесины по сравнению с микоризообразователями (Lead, cadmium..., 1981). Об избирательном накоплении тяжелых металлов отдельными видами макромицетов свидетельствуют многочисленные публикации Тэйлора (Tyler, 1980, 1982, 1983), Лодениуса с соавторами (Lodenius, Herranen, 1981) и др.

Характер взаимосвязи развития макромицетов с природными факторами и питающими субстратами отражены во многих публикациях отечественных авторов, исследующих экологические особенности грибов разных эколого-трофических групп (Нездомийного, 1968; Бурова, 1980, 1986; Переведенцева, 2000; Коваленко, 1980; Юпина, Калимуллина, 1987; Юпина, 1988; Коваленко и др., 1989, 2003; Шубин, 1990; Стороженко и др., 1992; Беседина, 1993; Бондарцева и др. 1994; Брызгалов, 1995; Маркелов и др., 1991; Мухин, 1991, 1994; Mukhin, 1994; Шубин, Предтеченская, 1996; Арефьев, Мухин, 1997; Брындина, 1997, 1998; Бондарцева, 2000; Крутов, 2002; Гордиенко и др., 2002; Колонтаева, 2002; Иванов и др., 2002; и др.). Но лишь немногие из них посвящены оценке биоиндикационной значимости параметров развития макромицетов. Наиболее успешно разрабатываются подходы к определению экологической информативности высших грибов на примере сообществ дереворазрушающих грибов (Мухин, 1991, 1994; Мухин и др., 2000). При этом большее внимание уделяется анализу влияния не антропогенных, а природных факторов (Parmasto, 2002).

Методология экологических исследований макромицетов базируется в основном на геоботанических и фитоценологических принципах (сбор гербарных образцов, учет плодовых тел и т.п.). В целом методические приемы изучения экологии высших гри-

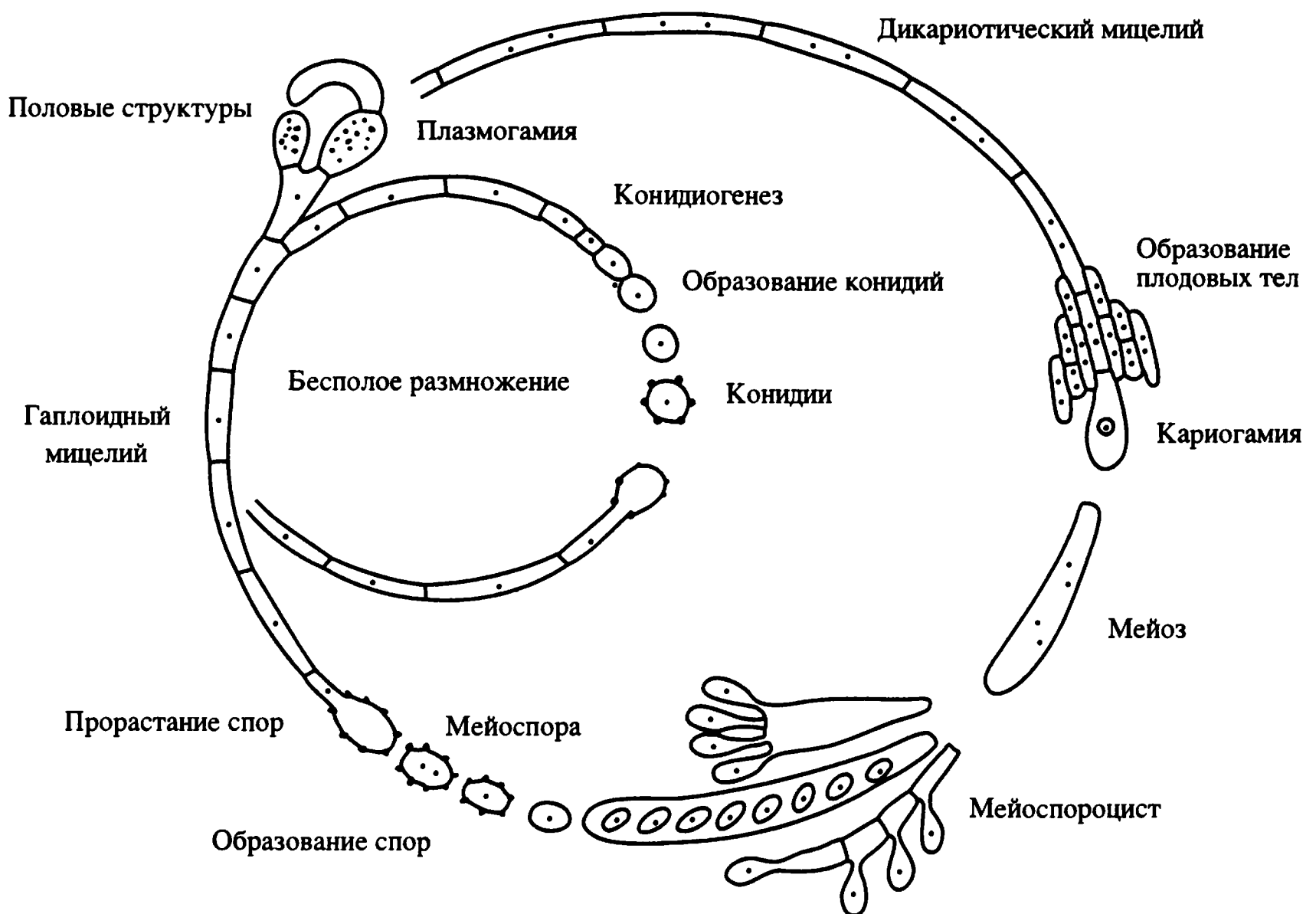


Рис. 2. Жизненный цикл гипотетического «типичного» микромицета по Крайзелю и Хоуксворду (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 2001)

бов довольно хорошо разработаны, они существенно отличаются от анализа микромицетов.

Микромицеты, или микроскопические грибы, как известно, формально объединяют большую группу видов, не образующих крупных плодовых тел.

При исследовании микроскопических грибов основным способом получения информации о присутствии видов в биотопах служат микробиологические посе́вы на питательные среды, последующее выделение колоний и работа с чистыми культурами микромицетов.

Полное представление об основных стадиях жизненного цикла «типичного» гипотетического микромицета дает схема (рис. 2), заимствованная из «Словаря грибов» Дж. Эйнсворса и Г.Р. Бисби (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 2001),

В реальности существуют многочисленные вариации и сочетания разных способов размножения и ядерного статуса вегетативных и репродуктивных структур, что обуславливает чрезвычайно высокую вариабельность микромицетов (Терехова, Дьяков, 1986). Отмечается, однако, что жизненный цикл и продолжительность отдельных стадий жизненного цикла у почвен-

ных микромицетов может быть своеобразным индикатором внешних воздействий (Марфенина, 1999).

Большая площадь соприкосновения поверхности мицелия с окружающей средой и осмотическое питание гиф обеспечивают способность грибов во многих случаях практически беспрепятственно поглощать и накапливать в избыточных количествах различные вещества, включая загрязняющие. Наличие токсикантов в окружающей среде сказывается на различных характеристиках и всех уровнях организации грибов.

Рассмотрим некоторые примеры.

Характерной ответной реакцией на внешние условия является трансформация различных структур и особенности стадий жизненного цикла микромицетов. Такие явления регистрировались в ряде работ, посвященных анализу развития микроскопических грибов (*Fusarium oxysporum*, *Mortierella rammaniana*, *Aspergillus flavus*) при антропогенном воздействии на почвы (Cuero et al., 1998; Марфенина, 1999; Шахназарова и др., 2002; Григорьев, 2003; Струнникова и др., 2004; и др.).

Весьма чувствительные виды есть среди водных грибов. У *Achlya heterosexualis*, *A. prolifera*, *A. ambisexualis* с подвижными, лишенными ригидной клеточной стенки и окруженной лишь плазмалеммой зооспорами, легко вызвать нарушения жизненного цикла посредством небольших изменений содержания катионов кальция и калия в окружающей среде (Recabi, 1987; Cooper-Palomar, Powell, 1988; Donovan, Butler, 1989).

По изменению в популяциях отдельных видов грибов и сообществах фиксируются эффекты природно-климатических факторов. Известно, что частота встречаемости почвенных грибов *Penicillium* spp. из секции *Biverticillata* увеличивается и, наоборот, снижается у представителей *Asymmetrica* при продвижении с севера на юг. Установлено, что увеличение численности грибов рода *Penicillium* из секций *Asymmetrica* и *Monoverticillata* сопряжено с процессом подзолообразования в почвах (Сизова, 1953; Бабьева, 1983; Бабьева, Сизова, 1983). Специфическими различиями в широтных географических трендах характеризуется встречаемость дрожжевых грибов разного аффинитета (аско- и базидиомицетов) (Чернов, 2000). Воздействие природно-климатических условий на многие виды почвенных микромицетов арктических территорий проявляется в элиминации конидиального спороношения (Hayes, Rheinberg, 1975; Widden, 1977; Кирцидели и др., 1996, 1987; Кирцидели, Томилин, 1997; и др.).

При изучении антропогенного воздействия на уровне грибных сообществ чаще всего фиксируют изменения биомассы, чис-

ленности, видовой структуры (Nordgren et al., 1983; Евдокимова, 1984, 1995; Лебедева, Лугаускас, 1985; Марфенина, 1987, 1999; Turnau, 1988; Лебедева, 1988; Лебедева, Канивец, 1991; Lebedeva, 2003; и др.). Так, существенное снижение биомассы в окрестностях металлургического комбината (до 75%) и сокращение видового состава микромицетов отмечались при накоплении Cu и Zn в почве в количествах, превышающих фоновое на 2–3 порядка. При содержании меди до 10 000 мг/кг почвы средняя длина мицелия была более чем в два раза меньше (1500 м/г), чем в фоновых условиях при 15 мг/кг (3500 м/г сухой почвы) (Nordgren et al., 1983).

Заметное (в 2–3 раза) изменение биомассы мицелия микроскопических почвенных грибов в дерново-подзолистых почвах в зонах сильного загрязнения металлами, обеднение видового состава и упрощение структуры сообществ в условиях нарушенных местообитаний отмечены в другой работе (Марфенина, 1987).

Уменьшение длины грибного мицелия было зафиксировано польскими учеными (Turnau, 1988) при искусственном внесении кадмия с пылью в почву смешанного леса. При этом на состояние грибного мицелия сильно влияла влажность почвы.

В условиях загрязнения меняются частота встречаемости и обилие чувствительных видов. Так, в импактной зоне металлургического предприятия под воздействием тяжелых металлов встречаемость характерных для хвойных лесов видов *Penicillium spinulosum*, *P. brevicompactum*, *Oidiodendrom tenuissimum*, *O. echinulatum*, *O. majus* уменьшалась до 20%. При этом количество менее распространенных и даже редких видов увеличивалось по градиенту загрязнения – *Geomyces pannorum* (от 1 до 10%), *Raecilomyces farinosus* (от 0 до 10%). Частота встречаемости нечувствительных к загрязнению видов (*Mortierella* spp.) не изменялась. Проведенный авторами анализ зависимости методом множественной корреляции показал, что концентрация тяжелых металлов в большей степени, чем почвенные характеристики (содержание органического вещества, влажность почвы), определяли состояние сообщества грибов (Nordgren, Baath, 1983).

Обобщая сказанное, следует подчеркнуть, что в микологических работах находят отражение практически все аспекты и параметры биоты, характерные для экологических исследований других групп организмов. Однако возможные подходы к оценке биоиндикационной значимости разноплановых микобиотических показателей и сравнению их экологической информативности анализируются явно недостаточно.

1.3. Экспериментальное изучение микромицетов: объекты и методы

Натурные исследования данной работы охватывают более двадцати типов наземных и водных экосистем, основные из них приведены в табл. 1.

География точек сбора образцов представлена на рис. 3. Она включает почвенные экосистемы центральной европейской части России, Западной Сибири и Приполярного Урала, агроэкосистемы России (Московская и Свердловская области, Краснодарский край и Приморье), Туркмении, Белоруссии и Эстонии.

Многолетние исследования проводились на акватории водоемов Волжского бассейна – крупных водохранилищах (Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском), малых и средних реках (Чапаевке, Мазе, Тайдаков, Муранке), Васильевских озерах, в состав которых входят 13 средних и малых водоемов различного хозяйственного использования (Номоконова и др., 2001). Схема станций отбора проб воды и грунта на наиболее изученных объектах представлена на рис. 4 и 5.

Исследования водных биотопов проводились, как правило, в составе комплексных экспедиций с исследовательского судна или с берега с обязательной регистрацией основных гидрологических параметров (температуры, прозрачности, глубины, содержания кислорода и пр.).

Исследование микобиоты почв проводилось, как правило, в рамках комплексных исследований совместно с почвоведом, геоботаниками, почвенными зоологами и другими специалистами. Образцы отбирали в ходе маршрутных обследований (почвы Западной Сибири, республики Коми, Карелии и др.), и на стационарных экспериментальных площадках (почвы Тверской, Самарской и Московской областей). На рис. 6 показано положение в рельефе наиболее исследованных биотопов на территории Центрального лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская обл.).

Работа является многоплановой и затрагивает биоиндикационные аспекты изучения разных эколого-трофических групп микромицетов. Исследованы терригенные сапротрофные микромицеты в водных и наземных биотопах, облигатноводные сапротрофные грибы, оппортунистические виды и патогены гидробионтов (рыб), почвообитающие и обитающие на надземных частях растений фитопатогенные грибы с разной степенью биотрофии.

Объекты и районы исследования

Эколого-трофическая группа грибов	Тип и название биотопа		Район исследования
Сапротрофные терригенные микромицеты	Природные биогеоценозы		
	Почва (по горизонтам)	Верховая торфяно-глеевая, белоподзолистая, дерново-палеоподзолистая, бурозем, торфяная низинная	Тверская область
		Дерново-подзолистая	Самарская обл.
		Дерново-подзолистая	Московская обл.
		Верховая торфяная	Западная Сибирь
		Верховая торфяная болотная, Al-Fe гумусовый подзол, торфяно-глеевая	Республика Коми
		Гидроценозы	
Сапротрофные терригенные и облигатноводные микромицеты	Вода, донные отложения (по горизонтам)	Реки, малые и средние	Среднее и Нижнее Поволжье
		Озера, малые и средние	Среднее Поволжье
		Водохранилища: Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское	Среднее и Нижнее Поволжье
Сапротрофные зоопатогенные микромицеты	Рыба (поверхность, жабры)	Лещ, синец, красноперка	Среднее и Нижнее Поволжье
Фитопатогенные микромицеты	Агроценозы		
	Растения (пораженные листья, корни, клубни)	Поля риса, картофеля, ячменя, овса, льна, табака, хлопчатника	Приморский и Краснодарский края, Московская обл., Туркмения, Белоруссия, Прибалтика

Комплексность работы обусловила использование разнообразных микробиологических, гидробиологических, фитопатологических, биохимических и физико-химических методов анализа.

Основные методы исследования грибов включали:

- выделение грибов (высев на питательные среды, изоляция с пораженных растений, на «приманки»);

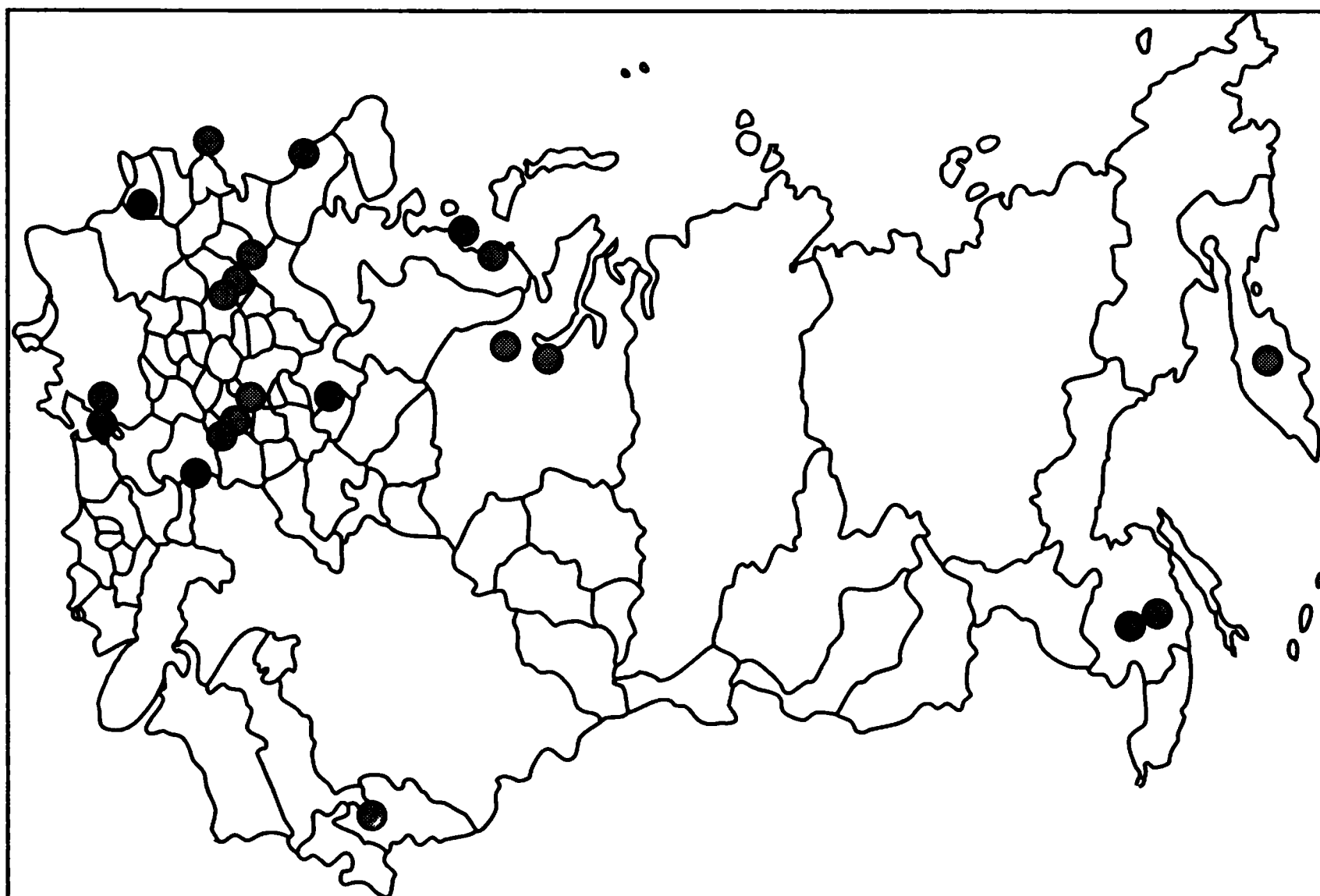


Рис. 3. География районов исследования

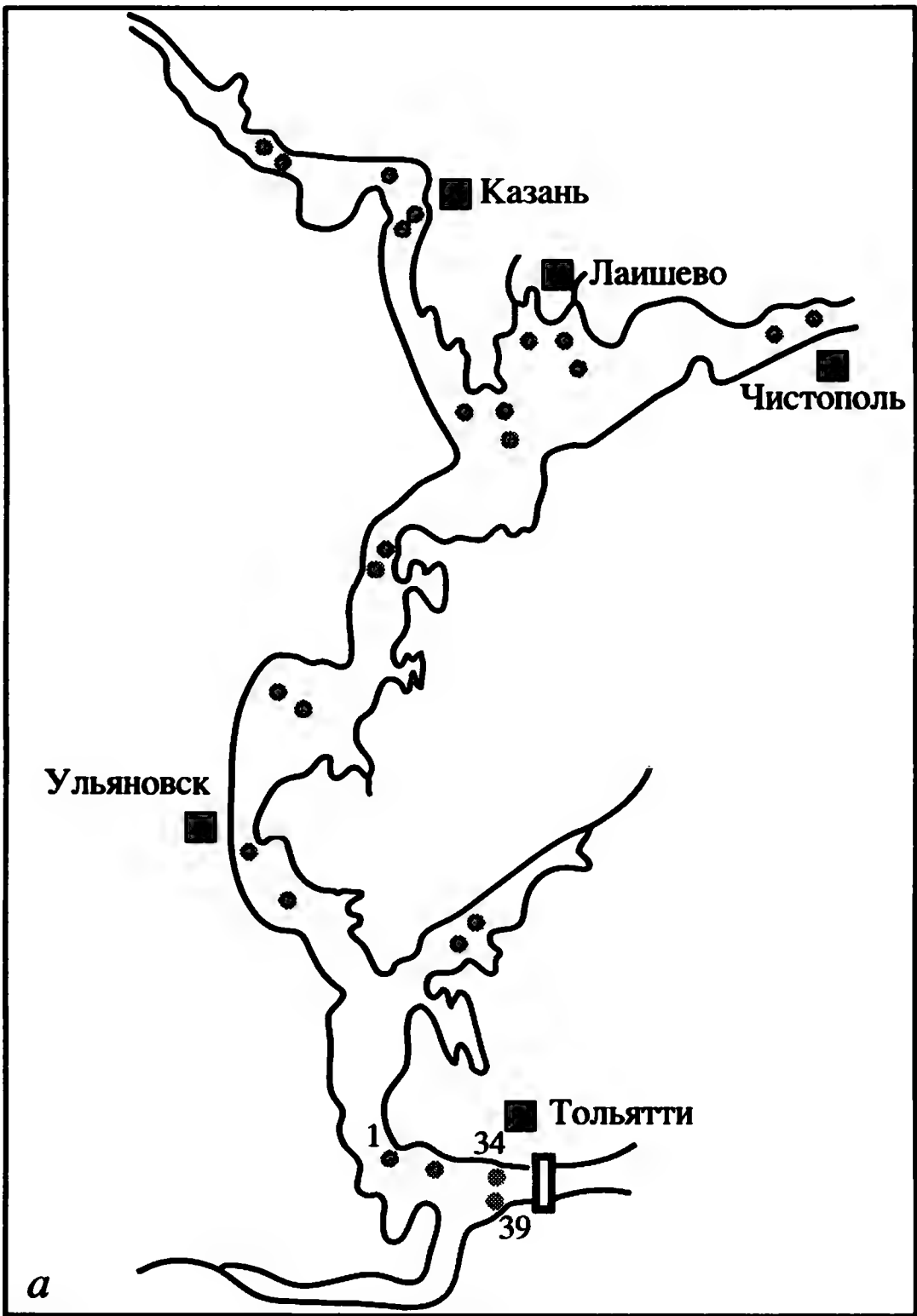
- интродукцию чистых и смешанных культур;
- световую и люминесцентную микроскопию;
- газовую хроматографию;
- электрофорез белков и изоферментов.

Основными регистрируемыми параметрами были:

- общая численность;
- запасы и морфобиологическая структура биомассы (споры/мицелий);
- индексы разнообразия сообществ;
- скорость минерализации;
- изоферментные спектры;
- морфолого-культуральные признаки колоний (МКТ);
- прирост биомассы;
- прорастание спор.

Изучались грибы в условно ненарушенных биотопах и биотопах, подверженных влиянию различных неблагоприятных факторов, связанных в основном с нарушениями окружающей среды техногенного характера. Таким образом, анализировались природно-климатические и техногенные воздействия – тяжелые металлы, нефть и нефтепродукты, засоление, автотранспорт, сточные воды, смешанное загрязнение.

Рис. 4. Расположение станций отбора проб воды и грунта (обозначено кружками) на акватории Куйбышевского водохранилища (а) и панорама Приплотинного плёса (б)



6

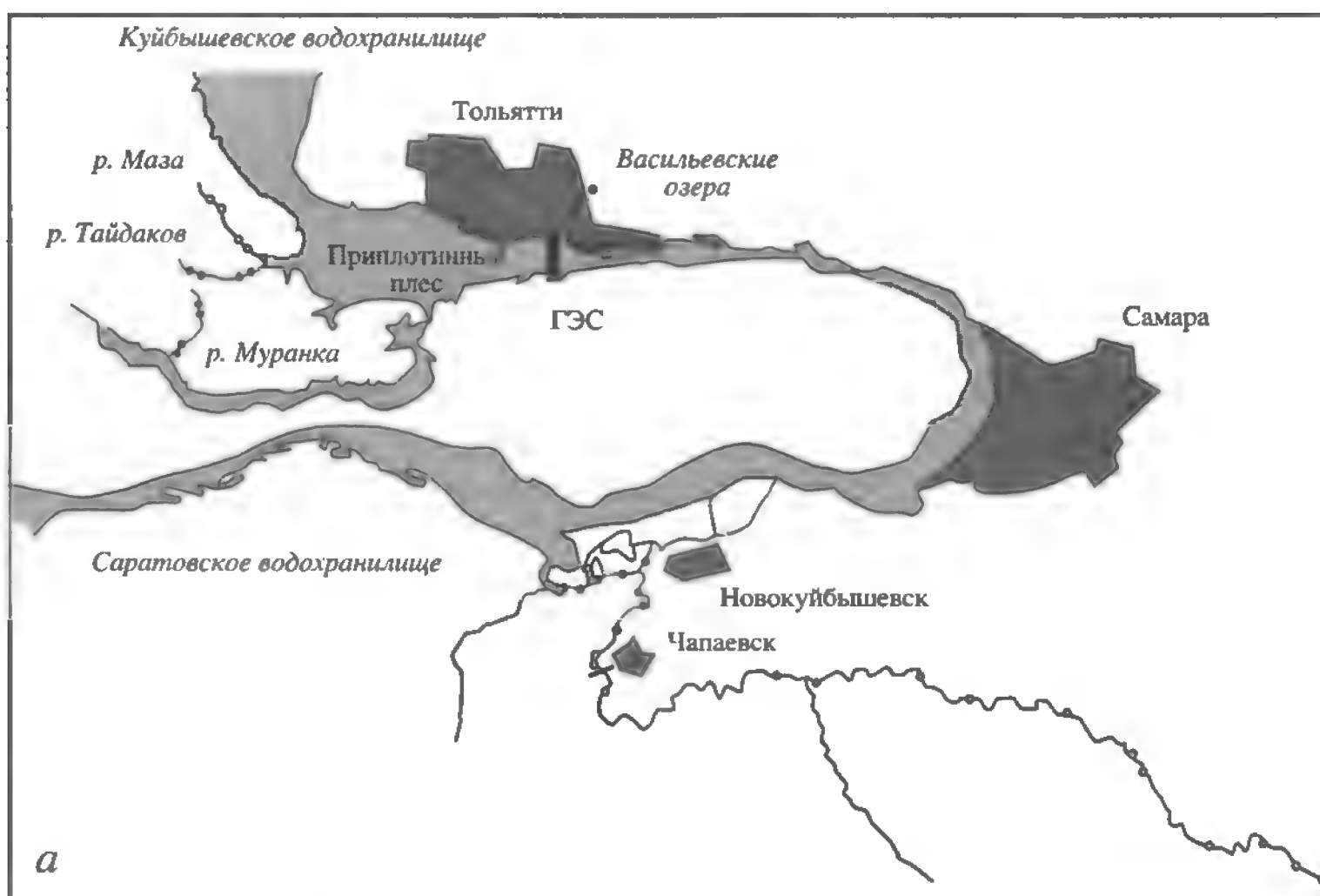


Рис. 5. Расположение станций отбора проб воды и грунта на реках Среднего Поволжья (обозначено точками) (а) и панорама акватории (б)



Рис. 6. Схема расположения в рельефе биogeоценозов южной тайги (ЦЛГПБЗ, Тверская обл.)

Кружком обозначены наиболее исследованные в микологическом отношении почвы

Отбор и обработка проб, выделение грибов. Пробы воды, донных отложений и почвы отбирали традиционными гидробиологическими (батометром Рутнера, дночерпателем Экмана–Берджи) и почвенно-экологическими способами по горизонтам (либо с поверхности) в стерильные пакеты или стеклянные сосуды.

Выделение сапротрофных микровицетов осуществляли на плотных питательных средах (агаре Чапека, реже сусло-агаре), подкисленных для подавления роста бактерий. Пробы воды обрабатывали методом «глубинного посева», при этом в чашку Петри вносили фиксированный объем воды (1 или 2 мл) воды и

заливали агаризованной средой. Почвы и донные отложения обрабатывали стандартным методом посева аликвот из серийных разведений суспензии на поверхность питательного агара (Методы экспериментальной микологии, 1982). Численность выражали в *колониеобразующих единицах (КОЕ)* на вес сухой почвы или объем воды.

Фитопатогенные грибы с листьев или подземных частей растений выделяли на селективные агаризованные питательные среды с добавлением антибактериальных антибиотиков, предварительно обработав поверхность пораженных фрагментов спиртом.

Грибы, обитающие на рыбах, выделяли из слизи с поверхности тела (или в некоторых случаях с жаберных тканей) отдельных особей посевом на подкисленные плотные питательные среды. *Оомицеты*, имеющие в жизненном цикле подвижные жгутиковые стадии, выделяли из воды на предварительно простерилизованные автоклавированием приманки (семена конопли, по 5 штук на 25 мл воды). Оценку обилия проводили по интенсивности развития мицелия в баллах.

Определение видов микромицетов проводилось по наиболее распространенным определителям, при этом по возможности были учтены таксономические изменения, отраженные в новых руководствах (Sparrow, 1960; Литвинов, 1967; Rifai, 1969; Ellis, 1971; Пидопличко, 1972; Милько, 1974; Samsom, 1974; Hoog de, 1974a,b, Pitt, 1979; Sutton, 1980; Arx, 1981; Егорова, 1986; Raper, Thom, 1984.; Domsh, Gams, Anderson, 1993; Мельник, 1997, 2000; Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995, 2001; и др.).

В некоторых случаях были использованы электронные интерактивные ключи и информационные сайты интернет-ресурсов (<http://www.indexfungorum.org>; <http://biodiversity.bio.uno.edu/~fungi/>; www.cbs.knaw.nl и др.)

Типы донных отложений определяли по классификации Лундквиста в модификации Кузнецова (Кузнецов, 1970).

Прямой учет биомассы грибов, численности спор и фрагментов мицелия проводили методом люминесцентной микроскопии при окрашивании флуорохромом Calcofluor White ST препаратов суспензии почв или донных отложений на предметных стеклах, либо после фильтрации фиксированных объемов воды на мембранных фильтрах известного диаметра (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1980).

В целом исследовано более четырех тысяч образцов из биотопов разных типов (почвы, донные отложения, природные и сточные воды, рыбы, пораженные растения). Большая часть наблюдений проводилась по сезонам (весна, лето, осень) и в межго-

довой (2–5-летней) динамике. Часть результатов получена в лабораторных экспериментах по моделированию загрязнения и оценке экологической токсичности объектов. Микробиологический анализ проводился в 3–5 повторностях. Статистическая обработка данных проводилась с помощью пакета программ *Statistica-6.0*, *MS Excel 5.0*, *Biodiversity*.

Предметом исследования были реакции микромицетов на окружающие условия. В контексте данной работы в термин «биоиндикация» вложено его расширенное словарное толкование (Снакин, 2000), а именно биоиндикация – это метод оценки абиотических и биотических факторов местообитания при помощи биологических систем.

В ходе натурных исследований рассмотрены особенности развития микромицетов, формирующиеся как под воздействием природно-климатических факторов в ненарушенных биотопах, так и в условиях влияния различных техногенных факторов (тяжелые металлы, нефть и нефтепродукты, засоление, сточные воды, транспортная нагрузка, смешанное загрязнение).

Реакции микромицетов на изменение экологических факторов исследовались на уровне *сообществ, популяций*, а также на уровне отдельных организмов (чистых культур) грибов.

Таксономическая принадлежность микромицетов. Разнообразные по строению и жизненным циклам микроскопические грибы встречаются во всех отделах царства *Mycota*, которое, согласно последнему изданию «Словаря грибов» Дж. Эйнсворса и Г.Р. Бисби (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 2001), включает четыре отдела – *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota* и *Basidiomycota*. Современный анализ филогенетических связей между таксонами и системы грибов отражены в нескольких обзорах (Hawksworth et al., 1995; Cavalier-Smith, 1998; Гарибова, 1999; Каратыгин, 1999; Сидорова, 2003).

Наибольшее же количество видов микроскопических грибов принадлежат группе анаморфных грибов *Anamorphic fungi* (*Deuteromycota*, *Fungi Imperfecti*, или *несовершенные грибы*), которая в некоторых системах признается в ранге отдела, тогда как в трактовке большинства современных специалистов-систематиков – это сборная группа видов «митоспоровых грибов», которая не является филогенетически связанным таксоном. По некоторым данным, «митоспоровые грибы» составляют около 90% видового состава микобиоты почв. Среди анаморфных грибов выделяют три морфологические группы, которые ранее имели ранг классов *Hyphomycetes* (конидии на отдельных гифах или их агре-

гатах, Agonomycetes (стерильный мицелий), Coelomycetes (конидии в пикнидах, ацервулах и т.п.).

Широко распространенные как в почвенных, так и водных ценозах оомицеты и гифохитриевые грибы (Oomycota и Hyphochytriomycota), получили название грибоподобных организмов. Исследования по молекулярной систематике показали филогенетическую близость этих грибов к гетероконтным водорослям, подтвердив мнение о правильности их выделения из царства грибов Fungi (Sparrow, 1960; Kreisel, 1969; Bartnicki-Garcia, 1970; Dick, 1997; Сидорова, 2003; Кузнецов, 2003; и др.). Тем не менее в соответствии со сложившейся традицией оомицеты в работе рассматриваются как часть микобиоты природных экосистем.

ГЛАВА 2

АНАЛИЗ БИОИНДИКАЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ПРИЗНАКОВ МИКОБИОТЫ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ. УРОВЕНЬ СООБЩЕСТВ

Реакции биологических систем на изменение экологических факторов проявляются на всех уровнях организации живой материи – молекулярном, клеточном, организменном, популяционном и уровне сообществ. На каждом из них можно найти признаки, динамика которых отражает состояние живых структур в преобразующихся условиях их существования (Яблоков, Остроумов, 1985). Уровневый подход к изучению влияния факторов среды на биологические объекты, по мнению видного эколога А.В. Яблокова, позволяет обеспечить информацией соответствующие уровни охраны природы.

Считается, что понятие «сообщество» – «community» – по своему содержанию мало отличается от термина «биоценоз», предложенного в 1877 г. Карлом Мёбиусом (Максимов, 2004). Биоценозом было названо такое сообщество, в котором «сумма видов и индивидуумов, ограничивающих друг друга и подвергающихся постоянному отбору под влиянием внешних условий жизни, благодаря размножению, устойчиво занимает некоторую определенную территорию».

В современной отечественной литературе термин «сообщество», благодаря интеграции русского перевода слова «community», является вполне устоявшимся. Он применяется для обозначения совокупности представителей разных видов живых организмов, появляющихся в пределах определенного биотопа – «community as assemblage of species populations which occur together in space and time» (Begon et al., 1990).

Существуют и другие формулировки понятия «сообщество». Особо бурные дискуссии вызывает обсуждение этого термина относительно сообществ микроорганизмов (Alexander, 1997; Заварзин, 2004; и др.). В частности, академик Г.А. Заварзин использует термин «сообщество» применительно к «совокупности

взаимодействующих организмов, образующих систему связей между собой, а не ко всему множеству организмов биоценоза» (Заварзин, 2004).

Несмотря на длительные дискуссии, четкого определения понятий «сообщество», «популяция», «организм», «особь», применительно к микроскопическим грибам не существует (см. Strong, 1984; Мирчинк, 1986; Todd, Rayner, 1980; Begon et al., 1990; Alexander, 1997; Lawton, 2000; и др.).

Сообщество определяют как группу видов, которые взаимодействуют или могут взаимодействовать («communities as groups of species that interact or have potential to interact with one another») (Strong, 1984). В монографии Т. Мирчинк (1986) автор предлагает использовать применительно к почвенным микромицетам более нейтральный термин «комплекс», обосновывая это тем, что наличие определенных взаимосвязей между элементами почвенной микобиоты не всегда обнаруживается, а иногда их может и не быть вовсе. Это согласуется с точкой зрения Г.А. Заварзина, который считает, что «почвенные организмы представляют не кооперативное сообщество, а комплекс (ассоциацию) независимых видов. Такие комплексы приурочены к определенным условиям и географическим зонам» (Заварзин, 2004).

В данной работе под сообществом понимается совокупность разных видов микромицетов, появляющихся в пределах определенного биотопа, которые взаимодействуют или могут взаимодействовать.

Важно, что независимо от названия – «сообщество» (биоценоз, комплекс), это система надорганизменного уровня, имеющая специфические свойства и характеристики, отличающие ее и от популяции, и от индивидуума (организма).

Традиционное описание сообществ включает набор структурных и функциональных характеристик. Помимо численности и биомассы, свойственных также популяции, одной из специфических характеристик сообщества является *видовой состав*, или перечень видов, из которых оно состоит. К важным особенностям сообществ относится *сопряженность видов*, которая, однако, редко анализируется в микологических работах. Но именно эта характеристика принципиально важна как свидетельство того, что сообщество существует как биологическая система (Максимов, 2004).

Большой интерес экологи проявляют к *видовому богатству*, т.е. определению числа видов в сообществе, поскольку давно замечено, что существует определенная связь между видовым богатством и абиотическими условиями существования

конкретных сообществ. На анализ *биоразнообразия* как диагностический признак ухудшения состояния сообщества при чрезмерном антропогенном воздействии возлагались большие надежды. Для формализации показателей оценки *видового разнообразия* предложено большое количество различных индексов, в обзорах упоминается не менее 15–20 таких индексов (Мэгарран, 1992, Чернов, 1997; и др.). Интересно, что, по мнению некоторых современных экологов, такое «разнообразие индексов разнообразия» свидетельствует о слабой теоретической разработке самой концепции разнообразия, вследствие чего каждый автор изобретает свой индекс, исходя из собственных представлений о содержании понятия «биоразнообразие» и о том, для чего он этот индекс предполагает использовать (Максимов, 2004). Отмечают, что за последние 40 лет практическое применение концепции видового разнообразия привело к не слишком утешительным результатам. Индексы разнообразия оказались не всегда надежными «термометрами» ранней диагностики «патологических» изменений в состоянии сообществ. Известно много примеров, когда в заведомо загрязненных экосистемах видовое разнообразие не меньше, а больше, чем это было в незагрязненных. Это происходит за счет вселения устойчивых, изначально минорных или вовсе не характерных для данного биотопа видов. И, наоборот, казалось бы, в результате улучшающихся условий при внесении набора удобрений видовое разнообразие должно расти, а оно, как показано в классическом опыте с газонными деланками в Англии, резко снизилось, но при этом на неудобряемых участках (контрольных) разнообразие практически не менялось в течение почти 100 лет (Экология микроорганизмов, 2004).

Описанные противоречия лишь подчеркивают необходимость дальнейшего накопления данных об изменениях структуры сообществ в меняющихся условиях для того, чтобы сформировать адекватное представление о возможности их использования в целях биодиагностики качества среды. Помимо структурных параметров, во многих случаях регистрируют функциональные изменения сообществ (например, ферментативную активность). Концепция разных уровней охраны природы предполагает, кроме всего прочего, изучение биоиндикационной значимости сообществ всех царств, групп и видов живых организмов; естественно, что исключить из этого спектра такой компонент биоты, как грибы, невозможно.

Основным способом выявления структуры сообществ микроскопических грибов является выделение из природных объектов

методом микробиологического посева на питательные среды или «методом приманок» (для грибов, имеющих в жизненном цикле подвижные стадии) (Методы экспериментальной микологии, 1982).

Оценка биоиндикационной значимости признаков микобиоты предполагает изучение грибных сообществ в естественных ненарушенных и антропогенно преобразованных биотопах. Согласно словарному определению, которое принимается в данной работе, «биоиндикаторы – это организмы, присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания» (Снакин, 2000).

Общая методологическая основа и принципиально сходные методические подходы к анализу сообществ микромицетов из разных местообитаний позволяют исследовать развитие грибов в водных и наземных условиях с помощью сходных показателей и сравнить особенности сообществ в разных средах (воде, донных отложениях и почвах). Данные для анализа биоиндикационных признаков сообществ водных микромицетов получены в процессе изучения волжских водоемов разной проточности, почвенные микромицеты исследованы главным образом в биогеоценозах таежной зоны России.

Грибы в водных условиях. Микроскопические грибы, входящие вместе с бактериями и простейшими в блок микродеструкторов в водных экосистемах, представляют одну из наименее изученных групп гидробионтов.

Экологические подходы к анализу гидромикобиоты не столь разработаны, как при изучении грибов наземных ценозов. Дефицит надежных методов получения количественных данных при изучении многих хитридиевых и гифохитриевых, в первую очередь, внутриклеточных паразитов водорослей, других гидробионтов, а также технические сложности, связанные с отбором проб воды и донных отложений, служат определенным препятствием для масштабных микологических исследований водных экосистем (Методы биоиндикации..., 1989; Scheider, 1989; Наумов и др., 2002; Кузнецов, 2003).

Тем не менее предшествующие работы заложили хороший фундамент для развития идеи биомониторинга и биоиндикации экологических условий в водных экосистемах с использованием грибов. Большой вклад в разработку этой проблемы внесли работы наших ученых И. Дудки, Н. Артемчук, А. Милько, М. Новожиловой, Л. Ларцевой, К. Пыстиной, Н. Рындиной, Р. Мещеряковой, Л. Логвиненко, Л. Воронина, Б. Громова и др.

Среди грибов, обитающих в водных экосистемах, выделяют две большие категории: *постоянные обитатели* водной среды и *иммигранты*, появляющиеся в водоемах периодически, с приуроченностью к определенным сезонам или без таковой.

Грибы первой группы (зооспоровые, водные гифомицеты) весь жизненный цикл проводят в воде и играют существенную роль в трофических сетях водоемов. Грибы второй группы – терригенные – неоднородны по своей приспособленности к существованию в водной среде, среди них есть неактивные формы, со временем исчезающие, и активные.

В результате многолетних микологических исследований водных экосистем И.А. Дудка (1982) предложила разделять водные грибы на *виды-резиденты*, составляющие активное ядро гидромикобиоты, определяющее участие в функционировании гетеротрофного блока биогидроценоза, и транзитные виды.

На формирование состава микобиоты в водных экосистемах оказывают влияние степень трофности среды обитания, весь комплекс продукционно-биологических процессов, особенности гидродинамики и гидрохимии, наличие соответствующих организмов-хозяев для паразитирующих и субстратов для сапротрофных видов. Разные группы водных грибов в разной степени зависят от этих факторов. Рассмотрим далее некоторые аспекты изучения экологии основных групп, составляющих микобиоту водоемов.

2.1. Особенности структуры грибных сообществ в водных экосистемах (водохранилища, реки, озера)

2.1.1. Пространственно-временная динамика микобиоты (облигатноводные и терригенные виды)

Облигатноводные (истинноводные) грибы весьма гетерогенны по происхождению, таксономической принадлежности и трофической приуроченности. Среди настоящих водных грибов есть первичноводные (зооспоровые) и вторичноводные виды (ремигрантные гифомицеты).

Первичноводные грибы и грибоподобные организмы. К истинноводным (или облигатноводным) грибам и, согласно новой таксономической трактовке, грибоподобным организмам, отно-

сится большая группа представителей Chytridiomycota, Hyphochytriomycota и Oomycota. Это объекты, весь жизненный цикл которых проходит в воде, с подвижными зооспорами, способствующими их распространению в водных условиях, составляют группу первичноводных организмов.

Именно с первичноводными связаны первые упоминания о водных грибах, датируемые серединой XIX в. (Braun, 1855; Sorokin, 1874). В последующие десятилетия шло накопление данных, описание новых видов и родов водных грибов, проводились их ревизии (Sparrow, 1942, 1960). Во второй половине XX столетия, наряду с инвентаризационными исследованиями, появляются работы по изучению физиологии, биохимии и экологии водных грибов. В настоящее время исследования таксономического состава низших водных грибов и грибоподобных организмов продолжают свое развитие не только в связи с описанием новых мест обитания и расширением географии. Поступает немало предложений по ревизии таксонов первичноводных и даже выделению еще одного самостоятельного царства, посвященного этим грибам (Кузнецов, 2003).

Традиционным направлением исследования этой группы продолжают оставаться работы инвентаризационного и флористического планов (John, 1955, 1959; Das-Gupta, 1982; Валиханов, 1986; El-Naddy, Abdel-Hafez, 1990; Мельник, Пыстина, 1990; Samy, 1991; Samy, Shoulkamy, 1991; Кузнецов, 2003; Kiziewicz, 2003). В настоящее время известно свыше 90 родов, около 500 видов хитридиевых и около полутора десятков видов гифохитриевых грибов, большинство из них паразитируют на водорослях, других водных грибах, простейших, реже – на высших растениях, лишь немногие являются сапротрофами.

В мировой литературе немного работ, посвященных экологии *хитридиевых* и *гифохитриевых*. В большой мере это связано с уже упомянутыми методическими трудностями изучения этих грибов. Культивирование подавляющего числа видов этих грибов в лабораторных условиях сопряжено с поддержанием определенной плотности культуры клеток хозяев (Громов и др., 2001). Довольно сложно проследить влияние абиотических факторов на эти организмы, потому что оно опосредовано субстратом. По мере же развития хитридиомицетов одновременно снижается численность клеток водорослей, которыми они питаются. Тем не менее в ряде случаев это удастся. Так, при изучении влияния ряда экологических факторов на динамику роста гриба *Rhizophydium subangulosum* в культуре водорослей показано, что на минеральной среде без органических добавок гриб находится

в угнетенном состоянии и в темноте не развивается. При содержании в среде 1% глюкозы паразит растет даже в полной темноте, а при добавлении пептона стимулирующий эффект выражен слабее. Гриб погибает при содержании в среде 0,1% NaCl и по-разному реагирует на соли тяжелых металлов – наиболее токсичным оказался CuSO_4 , а наименее токсичным – ZnCl_2 (Громов, Фаламин, 2001).

Oomycota. Экология водных грибоподобных организмов – представителей таксона *Oomycota*, достаточно хорошо изучена. Приуроченные в основном к пресным водоемам, оомицеты участвуют в разложении органического материала как растительного, так и животного происхождения, отдельные виды могут переходить к паразитическому образу жизни, вызывая заболевания и гибель различных гидробионтов.

Выявлению видового состава оомицетов в различных экологических условиях, влиянию абиотических и биотических факторов на встречаемость и развитие оомицетов посвящено множество работ. География этих исследований очень широка. Довольно подробно обследованы многие водоемы и водотоки на территории России (Михеева, 1969; Коколия, 1969; Домашова, 1971; Захарова, 1973, 1980; Милько, 1982, 1983; Пыстина, 1982, 1983, 1988; Воронин, 1986, 1987; Ларцева, 1986; Марченко, 1988; Пыстина, Мельник, 1990; Наумов и др., 2002; Кузнецов, 2003), республик бывшего СССР: Украины (Дудка, 1965; Мещерякова, Логвиненко, 1970; Мещерякова, 1971; Логвиненко, 1972, 1981, 1985; Логвиненко, Король, 1989; Яценко, 1992), Армении (Осипян, Акопян, 1984, 1985; Варданян, 1988), Казахстана (Валиханов, 1985, 1986, 1988), Узбекистана (Киргизбаева, 1971а–1971в, 1972; Эргашев и др., 1985). Много исследований проводилось в странах Европы (Ulken, 1983; Smith, Armstrong, 1985; Willoughby, Roberts, 1991; Kiziewicz, 2003; и др.), Азии (Das-Gupta, 1982; Butty Abdul-Karim, Mhaisen Furnan Nazar, 1989), Африке (El-Hissy, Khallil, 1989; El-Nagdy, Abdel-Hafez, 1990;), в Японии (Sando, Miyata, Miyakawa, 1989), США (Padgett, Heitman, 1981; Shearer et al., 2002; и др.).

Дается высокая оценка роли грибов этой группы в естественных пресных водоемах, которая заключается в участии в разложении аллохтонного и автохтонного органического материала растительного и животного происхождения.

Большинство оомицетов – сапротрофы, но отдельные виды (например, *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*) могут паразитировать на различных гидробионтах, главным образом на рыбах, вызывая их заболевания и гибель. В связи с вредом, наносимым ооми-

цетами рыбному хозяйству, изучение теоретических и практических аспектов этой проблемы постоянно привлекает внимание исследователей (Нейш, Хьюз, 1984; Ларцева, 1986, 1987; Дудка и др., 1988, 1991; Willoughby, Roberts, 1992; Kiziewicz, 2003; и др.).

В естественных водоемах они входят в состав микобиоты рыб, находясь в слизи на поверхности тела, на жабрах, в кишечнике и вызывают заболевания отдельных, ослабленных экземпляров, но очень редко служат причиной эпизоотии рыб (Дудка и др., 1988). В рыбоводных хозяйствах при промышленном разведении существует много факторов, неблагоприятных для рыбы и одновременно способствующих массовому развитию патогенных штаммов грибов (высокая плотность и травматизация рыб, обилие органики, оптимальная температура воды и т.п.). Слизь рыб содержит вещества, обладающие бактерицидными и фунгицидными свойствами, и здоровые рыбы устойчивы к заражению грибами (Грищенко, Рудиков, 1985). При поражении кожи и общем ослаблении организма в условиях стресса наблюдается снижение секреции слизи, что создает благоприятные условия для развития различных микозов, и, в частности, сапролегниоза (Sohnle, Chusid, 1983; цит. по: Дудка и др., 1988). Возникновению сапролегниоза способствует активное продуцирование внеклеточных протеолитических ферментов многими представителями Saprolegniales (Alberts et al., 1989).

Важной функцией сапротрофных оомицетов является их участие в деструкции растительных и животных остатков в водоемах. Тем самым они способствуют самоочищению водоемов и пополнению запасов корма для беспозвоночных и других водных организмов (Heiman, 1981; Madhusudan, Manoharachary, 1982; Padgett, Schoelein-Crusius, Milanez, 1989; Schoelein-Crusius et al., 1990).

СапролегНИЕВЫЕ грибы могут поселяться на трупах многих водных организмов, развивая обильный мицелий в течение 1–3 сут и разлагая труднодоступный для других микроорганизмов хитин (Михеева, 1969). В условиях естественного водоема среди растущих гиф образуется сложный комплекс из циклопов, колеров, простейших, водорослей, бактерий и пр. После истощения субстрата и выхода зооспор ведущим компонентом в этом комплексе становятся бактерии, которые окончательно разлагают субстрат и разрушают гифы грибов.

Таким образом, оомицеты как активные звенья пищевых цепей вносят большой вклад в энергетический бюджет водоемов, разлагая труднодоступные для других деструкторов соединения (лигнин, хитин, целлюлозу).

Число родов оомицетов в водоемах Волжского бассейна

№ п/п	Род	Водохранилище	Реки	Озера
1	<i>Achlya</i>	4	2	3
2	<i>Aplanes</i>	1	н/о*	н/о
3	<i>Dictyuchus</i>	1	н/о	2
4	<i>Leptomitius</i>	1	н/о	1
5	<i>Pythiogeton</i>	1	н/о	н/о
6	<i>Pythium</i>	3	3	2
7	<i>Sapromyces</i>	1	н/о	н/о
8	<i>Saprolegnia</i>	6	3	5
	Всего	18	8	13
* н/о – не обнаружено.				

Оомицеты являются весьма удобной моделью для экспериментального изучения влияния различных экологических факторов на их развитие и репродукцию (Beakes, 1980; Money, Brownlee, 1987; Adaskaveg et al., 1988; Fletcher, 1988; Gay et al., 1992; и др.).

В проведенных исследованиях внимание уделялось выявлению видового состава сообществ оомицетов, оценке обилия (по условной балльной шкале), пространственной (по разным типам водоемов, а также водным и донным биотопам в пределах одного водоема) и временной (сезонной и суточной) динамике частоты встречаемости и обилия представителей Oomycota.

По ряду основных синэкологических показателей сообщества видов Oomycota в водохранилище, реках и озерах заметно различались. Это прежде всего касается числа видов и родов, видового состава, относительного обилия видов (табл. 2).

Наибольшее число видов оомицетов выделено из воды Куйбышевского водохранилища (18), наименьшее – 8 видов – из малых рек; в озерах, для которых характерно очень большое разнообразие биотопических условий и соответственно физико-химических свойств воды, выявлено 13 видов (табл. 2).

По составу видов Oomycota также наблюдались различия между водоемами и водотоками разных типов. Так, в водохранилище отмечены *Achlya* (4 вида), *Aplanes* (1 вид), *Dictyuchus* (1 вид), *Leptomitius* (1 вид), *Saprolegnia* (4 вида), *Sapromyces* (1 вид), *Pythiogeton* (1 вид), *Pythium* (3 вида). Наиболее распространены-

ми были *Achlya prolifera*, *A. diffusa*, *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*, *Pythium debaryanum*. Виды *Achlya oviparvula*, *Saprolegnia asterophora*, *S. uliginosa*, *Sapromyces elongatus*, *Pythiogeton utriforme* были редкими для водохранилища. Довольно часто на приманки выделялись мицелиальные культуры, не образующие половой стадии, что не позволяло определить их видовую принадлежность (Семёнова, Терехова, 1990).

В Васильевских озерах оомицеты были представлены *Achlya* (3 вида), *Dicthyuchus* (2 вида), *Leptomitius* (1 вид), *Pythium* (2 вида) и *Saprolegnia* (5 видов). В целом частота встречаемости и относительное обилие оомицетов во всех озерах были невелики, несколько выделялось лишь Большое Рыбоводное озеро, где оомицеты развивались наиболее обильно, что вполне объяснимо, так как многие оомицеты паразитируют на водных беспозвоночных и рыбах. Доминировали по обилию и частоте в озерах *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica* и *Pythium debaryanum* (Терехова и др., 1993).

Самая высокая частота встречаемости оомицетов (до 100%) и максимальное обилие были характерны для малых рек – Мазы, Муранки, Тайдаков, что связано, вероятно, с хорошей аэрацией и наличием достаточного количества органического субстрата. Как известно, большинство оомицетов лучше развиваются в воде с высокими концентрациями органических веществ и растворенного кислорода (El-Hissy, Kholil, 1989). В реках наиболее часто встречались *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*, *S. hypogyna*; на чистых участках рек, как правило, отмечалась *Achlya prolifera* (Терехова, Швед, 1992).

В сезонной динамике частоты встречаемости и относительного обилия оомицетов просматриваются достаточно четкие закономерности, общие практически для всех типов водоемов. Наиболее массовое развитие грибов этой группы наблюдалось весной. Летом наблюдался спад, обусловленный прогреванием воды (до 25 °C), большинство оомицетов исчезали, изредка отмечались лишь представители рода *Pythium*, в основном *P. debaryanum*. Осенью снова отмечался пик развития оомицетов, но их обилие не достигало весеннего уровня. Эти наблюдения вполне согласуются с данными других авторов, отмечавших сезонные различия в развитии оомицетов (Мещерякова, 1971; Логвиненко, 1972, 1981).

В сравнении с другими типами водоемов в озерах сезонные пики обилия выражены в меньшей степени, оомицеты здесь встречались значительно реже, что объясняется невысоким содержанием растворенного кислорода и высокими значениями pH (до 7.2, а в отдельные периоды при сильном загрязнении химическими отходами – до 10.8).

Суточная динамика. Оомицеты выявлялись в разное время суток с одинаковой частотой, что, возможно, объясняется в данном случае не очень существенными для них колебаниями в содержании растворенного в воде кислорода.

При изучении *вертикального распределения* оомицетных грибов в толще воды и грунте показано, что в воде оомицеты могут выделяться с любой глубины (исследовали до глубины 15 м), что обусловлено наличием подвижных стадий в жизненном цикле этой группы грибов.

В водоемах всех типов оомицеты легко обнаруживались также в пробах, отобранных непосредственно над илистыми отложениями. С помощью оригинальной конструкции, разработанной нами для изучения водных грибов как компонентов бентоса (рис. 7) (Терехова, Семенова, 2002), показано, что оомицеты с высокой частотой и обилием выделяются из придонного слоя воды, но никогда не удавалось обнаружить их в донных отложениях (рис. 8).

При исследовании большого количества проб разных типов донных отложений, отобранных в водохранилище со дна озер и рек, а также при длительной инкубации в лабораторных условиях разных типов илов под слоем воды высотой 50 см, оомицеты не обнаружены (Семенова, Терехова, 1992).

Таким образом, по характеру развития облигатноводных видов микобиоты (числу видов, видовому составу и относительному обилию) разные типы экосистем (реки, озера, водохранилище) имели различия. В донных биотопах в отличие от водных оомицеты не отмечены. На основании приуроченности видов рода *Achlya* (*A. prolifera*, *A. dissusa*) к чистым участкам водоемов и водотоков их можно отнести к видам индикаторам олигосапробности воды.

Полученные данные свидетельствуют о возможности выявления различий в естественных условиях биотопов по развитию облигатноводных видов Oomycota.

Вторичноводные, или «ингольдиевые», грибы (водные гифомицеты). К наиболее изученным в группе облигатноводных грибов следует отнести водные гифомицеты, или «ингольдиевые грибы», названные так по имени крупнейшего британского исследователя Инголд, положившей начало их планомерному изучению (Ingold, 1942, 1949, 1960, 1973, 1975).

Подробный обзор работ, посвященных различным аспектам распространения и развития водных грибов, дан в монографии И.А. Дудки (1985).

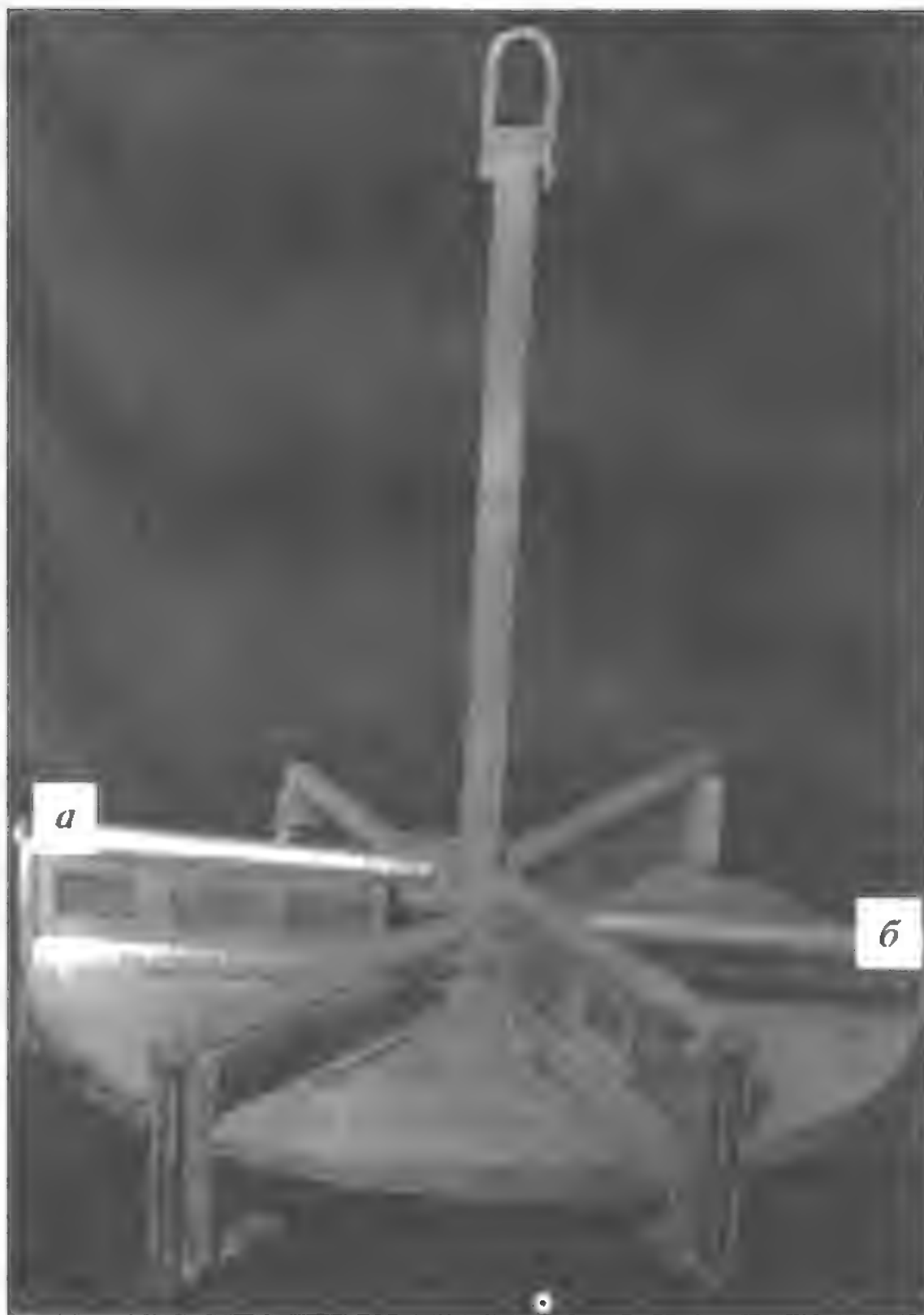


Рис. 7. Устройство для изучения водных грибов бентоса (придонный диск)

а – лучи с диапозитивными рамками и вложенными между кусочками пластиковой сетки зернами конопли для приманки оомицетов;

б – лучи с предметными стеклами для наблюдения за развитием микромицетов

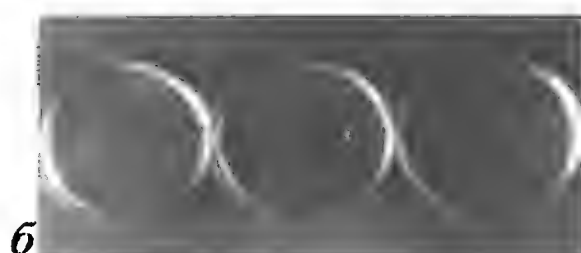


Рис. 8. Развитие оомицетов в придонном слое воды (*а*) и в донных отложениях (*б*)

а – зерна конопли (приманка) с оомицетами;

б – оомицеты отсутствуют на приманке

Как группа ремигрантных организмов, которые вторично приспособились к обитанию в воде, они представляют большой теоретический интерес для изучения различных аспектов адаптивной эволюции. В качестве приспособлений к водному образу жизни они имеют конидии с различного рода разветвлениями, шипами, выростами, стебельками, позволяющими им парить в водной толще и прикрепляться к подводному субстрату. В таксономическом плане водные гифомицеты представляют формальную группу несовершенных грибов (Deuteromycota). Наибольшее практическое значение они имеют в очищении рек, ручьев и озер от растительных остатков, в пополнении пищевых запасов для животных-гидробионтов. Высказано предположение, что именно эти организмы играют важную роль в разложении труднодоступных для других гидробионтов субстратов, содержащих хитин, лигнин и другие компоненты (Sati et al., 1989; Fischer et al., 1991).

В экологическом плане эта группа представляет собой удобную модель как для изучения связи с другими компонентами водной биоты, так и для установления влияния на них разных физико-химических, гидрологических и биологических факторов (Дудка, 1983, 1985; Валиханов, 1984; Shearer, Webster, 1985; Gönczol, 1987; Sati et al., 1989; Mer, Sati, 1989; Au et al., 1989; Justiniano, Betancourt, 1989; Roldan, Honrula, 1989; Sarma, Manoharachary, 1989; Révay, Gönczol, 1990; Barlocher, 1990; Abdel-Rahem, 2002; Abdel-Wahab, El-Sharouny, 2002). Так, например, установлена зависимость видового состава водных гифомицетов от химических особенностей воды, выявлена связь между количеством этих грибов и температурой воды, количеством растворенного кислорода и скоростью течения (Gönczol, 1987; Stidhar, Kaviriappa, 1988; Justiniano, Betancourt, 1989; Abdel-Wahab, El-Sharouny, 2002).

Однако в наибольшей степени структура сообществ водных гифомицетов зависит от наличия субстрата. Так, многими исследователями показано, что видовой состав и энергия спорообразования этих грибов определяются разнообразием прибрежной растительности и присутствием листового опада в водоемах (Дудка, 1985; Schoenlein-Crusius, Milanez, 1989; Tomas et al., 1989; Schoenlein-Crusius et al., 1990; Chandrashekar et al., 1990; Barlocher, 1990; Abdel-Wahab, El-Sharouny, 2002; Boonyeun et al., 2002).

Водные гифомицеты в ходе своей жизнедеятельности изменяют субстрат, делая его доступным для бактерий. Бактерии слабо используют свежий листовый опад, и, напротив, активно участвуют в деструкции листьев, фрагментированных грибами и беспозвоночными (Fisher, 1981; Hynes, 1970, цит. по: Дудка, 1985).

Обильное развитие водорослей, особенно синезеленых, угнетает развитие водных гифомицетов вследствие ухудшения аэрации, газового режима и выделения токсинов (Дудка, 1974, 1985).

Поскольку эта группа водных гифомицетов предпочитает чистые, хорошо аэрируемые реки и ручьи с быстрым течением и достаточным количеством листового опада или высшей водной растительности, совершенно очевидно, что возможность регистрации каких-либо структурных изменений в их сообществе в воде разного качества появляется лишь при наличии растительного субстрата.

Редкая встречаемость водных гифомицетов в лотических евтрофных водоемах Волжского бассейна подтверждает известную их приуроченность к олиготрофным водоемам и водотокам с быстрым течением. В многолетних исследованиях акватории Куйбышевского водохранилища – самого крупного в волжском каскаде искусственного водоема, практически лишенного прибрежной растительности, гифомицеты встречались, в частности *Tripospertum camelopardus*, *Campylospora chaetocladia*, но крайне редко. С несколько большей вероятностью их можно было обнаружить в малых реках Волжского бассейна. Низкая частота встречаемости, несомненно, снижает возможность использования этих грибов в биоиндикационных целях применительно к обследованным водоемам. Следовательно, их биоиндикационное значение в дифференциации стадий сапробности воды весьма ограничено.

Вместе с тем при наличии подходящего растительного субстрата, скелетонизированных листьев и гниющей водной растительности в водоемах и водотоках других типов (лесных ручьях, озерах, болотах и т.п.) по различным показателям развития водных гифомицетов можно регистрировать изменения в качестве воды. Эти грибы практически не реагируют, в частности, на загрязнения пестицидами (ДДТ), но испытывают угнетающее действие при контакте с нефтепродуктами, бытовыми и промышленными стоками с высоким содержанием органических веществ (отходы сахарных, спиртовых и других предприятий) (Sladečková, 1963; Nilsson, 1964; Conway, 1971; Tan, Lim, 1983; Дудка, 1985).

Дрожжи. Наряду с мицелиальными формами в водоемах обитает большое количество видов *дрожжей*. Роль одноклеточных грибов в жизни водоемов относительно неплохо изучена. Они ведут, в основном, сапротрофный образ жизни и активно участвуют в процессах деструкции органических веществ в водоеме. Благодаря высокой скорости накопления биомассы дрожжи в во-

доемах являются одним из важнейших источников полноценного белка, витаминов и других соединений для многих гидробионтов.

В целом дрожжи очень устойчивы к действию многих факторов и развиваются в водоемах в широких диапазонах температуры воды, кислотности, содержания растворенного кислорода и различных минеральных веществ в воде (Новожилова, 1979; Tan, Lim, 1983; Солнцева и др., 1987; и др.). При этом среди естественных природных факторов наибольший интерес у зимологов вызывает исследование температурного режима и солености воды.

Антропогенное воздействие на водоемы приводит к накоплению дрожжей. В более эвтрофированных водоемах и на загрязненных участках рек, озер, водохранилищ отмечается значительное повышение их численности (Tan, Lim, 1983; Нечесов, Булгадаева, 1984; Земская, Дрюккер, 1986; и др.). Многие виды дрожжей могут использовать в качестве источника питания нефть и ее производные (Попова, Новожилова, 1976; Картавцева и др., 1989). В условиях загрязнения воды нефтепродуктами, например, в камских водохранилищах наблюдалось увеличение численности популяций дрожжевых клеток на 2–3 порядка (Солнцева и др., 1987). Обильное развитие дрожжевых колоний в нефтезагрязненных биотопах волжских водоемов отмечено и в данной работе.

Терригенные виды. Часть водной микобиоты составляют виды, не имеющие специальных приспособлений для жизни в воде, так называемые *терригенные микромицеты*. Это сборная в эволюционном и таксономическом отношении группа, с чрезвычайно большим диапазоном функциональной активности, вплоть до паразитирования и контроля численности как мелких, так и крупных гидробионтов.

Высказываются разные суждения относительно уровня экологической адаптации терригенных микромицетов к водным условиям (Дудка, 1982; Милько, 1983; Quinn, 1984; Kuenh, Koehn, 1988 и др.). Наиболее целесообразным, на наш взгляд, следует считать предложение о разделении водных терригенных грибов на *виды-резиденты* и *транзитные виды* (Дудка, 1982).

Виды-резиденты, входящие в «ядро» гидромикобиоты, обладают известной активностью в водной среде, обуславливают ее участие в функционировании гетеротрофного блока биогидроценоза. Среди них есть постоянные виды, характеризующиеся постоянной, мигранты – периодической, случайные виды – спорадической активностью.

Транзитные виды, в свою очередь, объединяют неактивные формы (сразу или быстро исчезающие) и активные (обладающие длительной активностью). Последние, регулярно попадающие в воду из почвы, воздуха, на различных субстратах животного и растительного происхождения и продолжающие свое развитие в водных условиях, также влияют на формирование ценотических отношений в водных биоценозах (Kuenh, Koehn, 1988; Schoenlein-Crusius, Milanez, 1989; Reváý, Gönczöl, 1990).

Наличие у многих микромицетов, постоянно выделяющихся из водоемов, способности образовывать широкий спектр внеклеточных ферментов, свидетельствует о возможности активно участвовать в деструкции органического материала в водной среде. Так, среди выделенных с погруженной в воду древесины и листьев грибов 18 видов были активными продуцентами амилазы, ксиланазы, целлюлазы, протеазы, пероксидазы и липазы; 5 видов разлагали хитин, 8 – выделяли тирозиназу и лакказу (Zare-Maivan, Shearer, 1988). Отмечают высокую целлюлозолитическую активность у штаммов видов *Trichoderma*, *Aspergillus niger* и *Penicillium miszynskii*, выделенных из водных местообитаний (Tan et al., 1990).

Таким образом, многие виды терригенных микромицетов длительно и активно развиваются в воде, образуют спороношения, включаются в пищевые цепи водных экосистем, участвуя в деструкции органического материала в воде и донных отложениях.

Наша цель состояла в изучении структуры грибных сообществ и выявлении закономерных изменений в их развитии во времени и в пространстве. Общие методы изучения терригенных грибов в водных и наземных биотопах позволили провести сравнительные исследования микобиоты в толще воды, донных отложениях и почвах.

Пространственно-временная динамика структуры сообществ терригенных грибов в экосистемах Волжского бассейна. В водных экосистемах разных типов, относящихся к Волжскому бассейну, изучались основные синэкологические показатели терригенной микобиоты, на основании которых можно составить представление о количестве, плотности распределения микромицетов и их разнообразии. В межгодовой, сезонной, суточной динамике исследовались микромицеты водохранилищ, рек, озер, проанализирована микобиота некоторых видов рыб.

Необходимо отметить, что микологические работы в Поволжье проводились и ранее (Захарова, 1973; Милько, Белякова, 1976; Воронин, 1986), но они носили случайный характер, не бы-

Общая численность микромицетов в водоемах разных типов с учетом сезонной динамики, тыс. КОЕ/л воды или см³ грунта

Водоем	Биотоп, горизонт	Численность микромицетов	
		средняя	пределы колебаний
Малые реки	Вода	12.38	8.6–14.2
	Донные отложения	21.60	1.9–44.5
Средние реки	Вода	2.64	0.3–7.4
	Донные отложения	6.48	1.8–13.1
Озера	Вода	5.05	2.0–10.0
	Донные отложения	8.03	0–66.1
Водохранилища: Куйбышевское	Поверхностный	1.46	0.50–4.58
	Придонный	2.26	0.16–4.74
	Донные отложения	2.66	0.12–12.50
глубоководная ст. 39	Поверхностный	2.94	0.34–9.3
	Придонный	1.38	0.33–2.83
	Донные отложения	2.27	0–7.0
мелководная ст. 34	Поверхностный	0.78	0–1.33
	Придонный	1.17	0.17–3.67
	Донные отложения	3.55	1.32–8.0
типы донных отложений	Серый ил	20.6	5.0–38.6
	Песок	2.41	0.36–7.2
Саратовское	Поверхностный	3.72	0.17–16.33
	Придонный	1.18	0–2.28
	Донные отложения	5.66	3.3–7.0
Волгоградское	Поверхностный	36.77	0.34–592.5
	Придонный	3.74	0.34–27.83
	Донные отложения	2.15	0–5.67

ли регулярными. Их результаты в самом общем виде отражали уровень заспоренности грибами водохранилищ, в том числе и Куйбышевского; не было сведений о сезонных колебаниях численности и видового состава, об изменчивости этих показателей под влиянием различных природных экологических факторов и антропогенного загрязнения. К началу работы исследований совершенно не было сведений о микобиоте малых рек и озер Среднего Поволжья.

Большое значение для характеристики места и экологической роли определенной группы организмов в той или иной эко-

системе имеют интегральные показатели, прежде всего сведения о численности и биомассе.

Общая численность. Полученные нами данные свидетельствуют о высоком уровне заспоренности микроскопическими грибами волжских водоемов всех типов. Общая численность грибов по результатам посева, т.е. число колониеобразующих единиц (КОЕ), выделяющихся из биотопов рек, озер и водохранилищ, с учетом сезонных колебаний в среднем составляет тысячи и десятки тысяч в литре воды и см³ грунта (табл. 3).

С большей полнотой, чем метод посева, учет общей численности грибных структур позволяет сделать прямой метод – люминесцентная микроскопия.

Так, на одном из наиболее детально исследованных участков Куйбышевского водохранилища – Приплотинном плёсе, число грибных пропагул, определенное по посеву, составляло $0.8-1.6 \times 10^3$ колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 см³ грунта. При прямом же учете оказалось, что численность спор и фрагментов мицелия более чем на два порядка выше (табл. 4) (Терехова и др., 1991).

Отмечается положительная корреляция в *пространственном изменении* показателей численности грибов, учтенных разными способами. Так, в районе глубоководной станции 34 Приплотинного плёса наибольшая численность (2.4×10^5 ед/см³ и 1.6×10^3 КОЕ/см³) зафиксирована и одним, и другим методом. Станции 1 и 2 по содержанию грибных спор и мицелия заметно не различались, причем результаты посева подтверждены прямым учетом. Коэффициент *K*, характеризующий соотношение данных микроскопии и посева для исследованных участков Приплотинного плёса, различался незначительно, что свидетельствует о примерно одинаковой доле грибных пропагул, не проявивших активности на питательной среде.

Таблица 4

**Численность грибов в донных отложениях,
учтенная двумя методами, ед/см³
(Приплотинный плёс, Куйбышевское вдхр.)**

№ станции	Люминесцентный метод, ×10 ⁵	Метод посева, × 10 ³	Коэффициент <i>K</i>
1	1.4	0.8	1.75×10^2
2	1.4	0.8	1.75×10^2
34	2.4	1.6	1.50×10^2
39	1.9	1.0	1.90×10^2

Коэффициенты вариации общей численности микромицетов в разных биотопах

Биотоп	Коэффициент вариации общей численности грибных спор и фрагментов мицелия, C_v , %	
	споры	мицелий
Поверхностный слой	25.30	100.20
Придонный слой	54.95	124.33

Морфобиологическая структура микобиоты. С помощью люминесцентной микроскопии можно охарактеризовать структуру комплекса водных грибов *по соотношению спор и мицелия в пробе*. Это позволило выявить интересные особенности в морфобиологической структуре грибных сообществ в разных биотопических условиях.

Отмечается довольно большой размах колебаний общей численности грибов в толще воды. Коэффициенты вариации в пределах $C_v = 25-124\%$ (табл. 5).

Достаточно четко проявляется тенденция увеличения числа фрагментов мицелия с глубиной. При этом интересно отметить, что споры более или менее равномерно распределялись в толще воды (рис. 9).

Внутрисуточные колебания численности спор и фрагментов мицелия на поверхности и в придонном слое воды особенно сильно выражены на акватории Приплотинного плёса (рис. 10), где происходит постоянное механическое перемещение слоев воды, связанное с работой гидросооружений и периодическим спуском воды через плотину.

Тем не менее среднесуточные (по 3 суткам) значения общей численности в толще воды водохранилища имеют выраженный максимум, приходящийся на утренние часы (рис. 11).

Распределение грибов по разным горизонтам воды находится в очень сложной зависимости от многих факторов. Выявить связь между численностью грибов на поверхности и в придонном слое воды для водоемов всех исследованных типов не представилось возможным. В разные сроки наблюдений характер колебаний численности КОЕ в воде по глубине менялся без определенной синхронности.

В то же время между содержанием грибов в придонном слое и донных отложениях отмечались синхронные изменения, коэффициенты корреляции были только положительные. Так, для

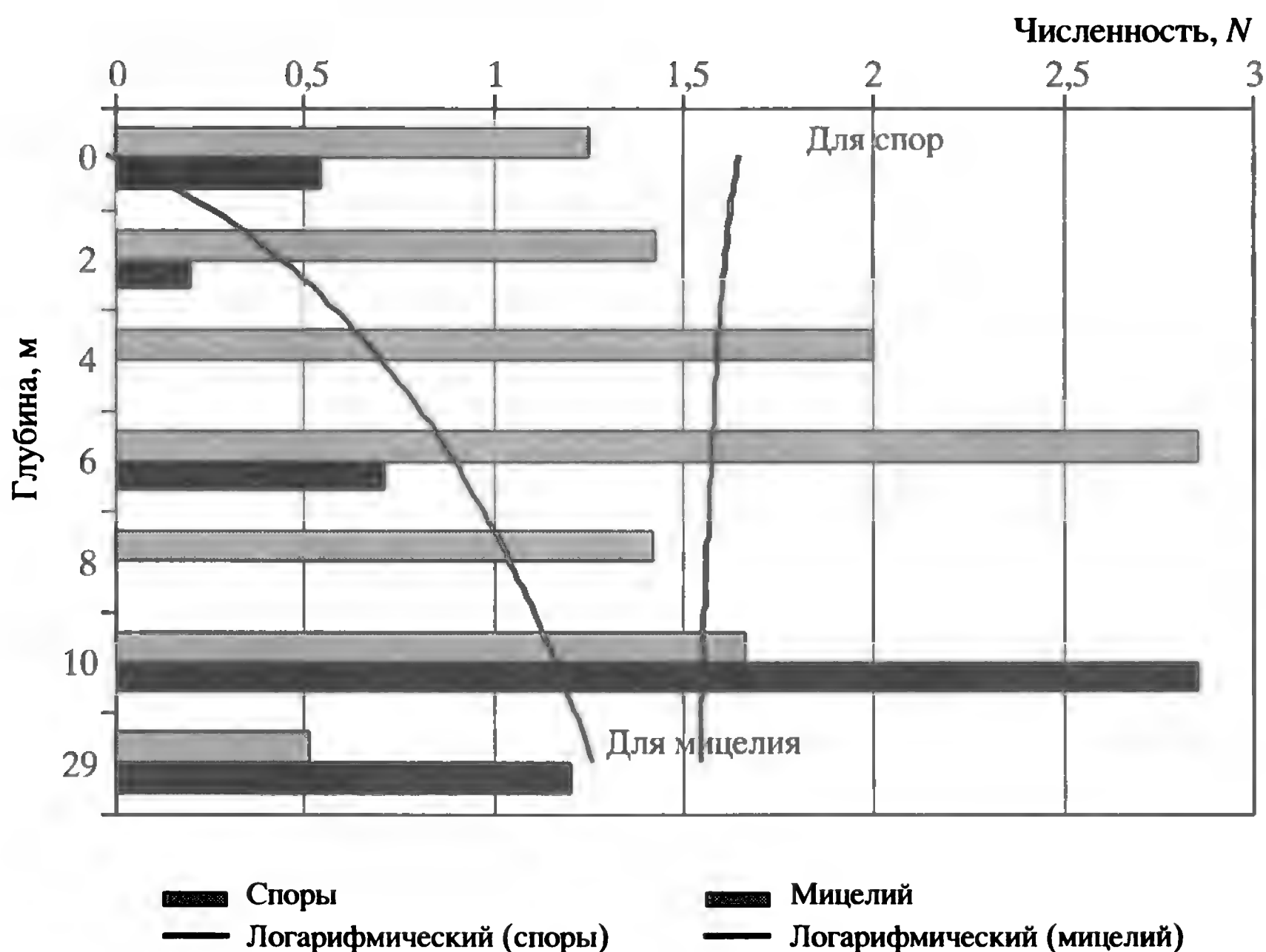


Рис. 9. Вертикальное распределение грибных спор и фрагментов мицелия в воде Приплотинного плёса по данным люминесцентного анализа (млн ед/л)

Куйбышевского водохранилища коэффициент корреляции общей численности микромицетов у дна и в грунте $r = 0.45$, для Саратовского — $r = 0.41$. Для рек изменения численности в разных горизонтах, очевидно, находятся в более сложной зависимости ($r = 0.23$).

Особенностью сезонной динамики численности грибов было заметное их накопление осенью в донных отложениях и, наоборот, уменьшение содержания в водной толще. Этот эффект наиболее характерен для глубоководных участков (русловые станции Куйбышевского водохранилища) (рис. 12). Менее выражена эта тенденция на мелководных участках, таких как пойменные станции Куйбышевского водохранилища и все станции Саратовского водохранилища, глубина которого сравнительно невелика, толща воды и грунт не имеют резких различий по температурному режиму (рис. 12 и 13).

Биомасса. Метод люминесцентной микроскопии позволяет учесть также и объем грибной биомассы. На акватории Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища биомасса грибов

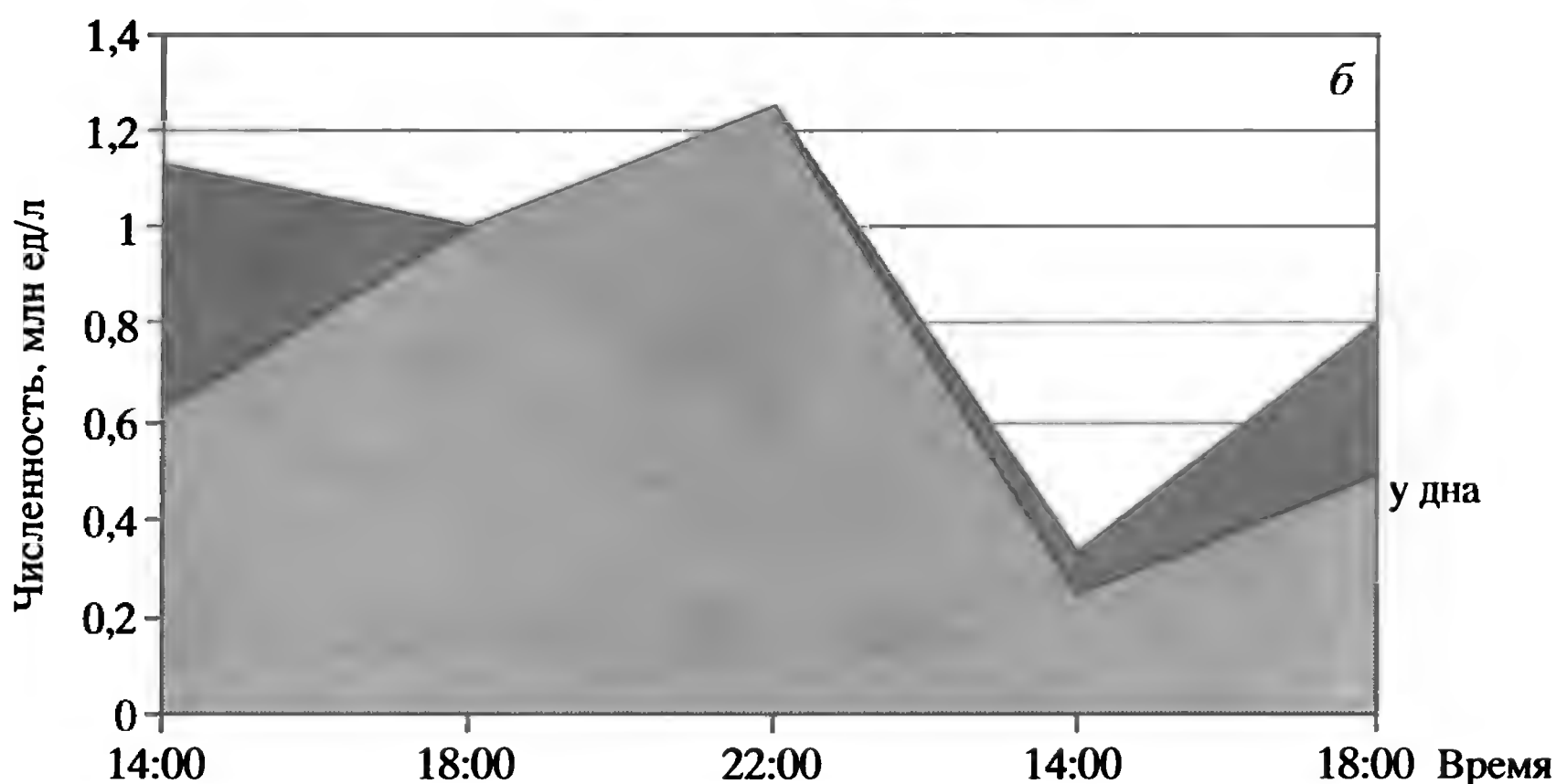
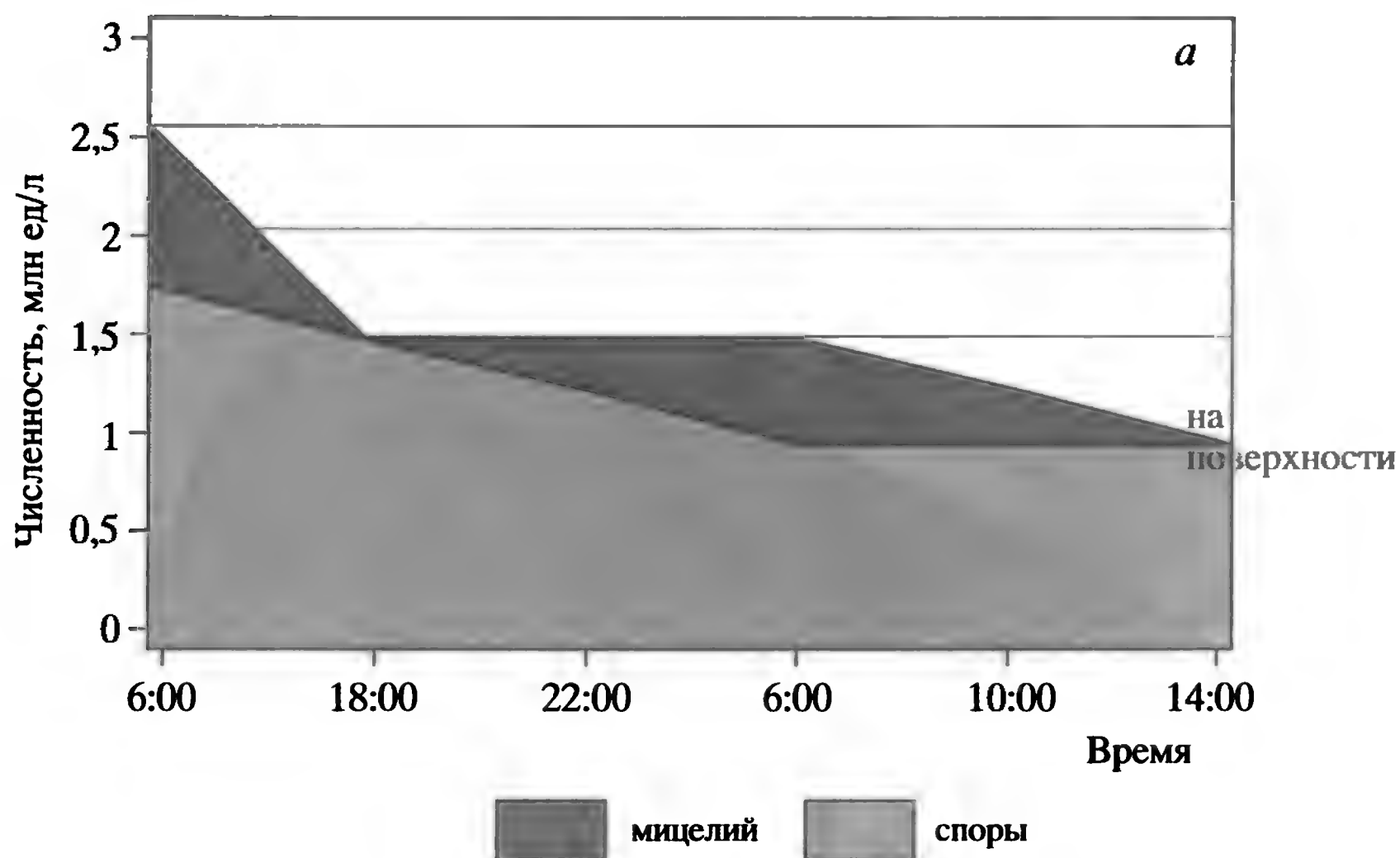


Рис. 10. Внутрисуточные вариации численности спор и фрагментов мицелия микровицетов в воде (на поверхности – а и у дна – б)

составляла в среднем 1.83×10^{-2} г/м³ воды и 6.78 г/м³ грунта (табл. 6).

Пределы колебаний грибной биомассы в воде исследованных водоемов в целом с учетом сезонности и глубины сравнительно невелики ($0.59\text{--}2.9 \times 10^{-2}$ г/м³). Значение грибной биомассы, представленной в грунтах мицелием, колеблется в пределах 3.16–13.42 г в 1 м³.

Относительно структуры грибной биомассы, которую можно охарактеризовать по долям споровой и мицелиальной биомассы

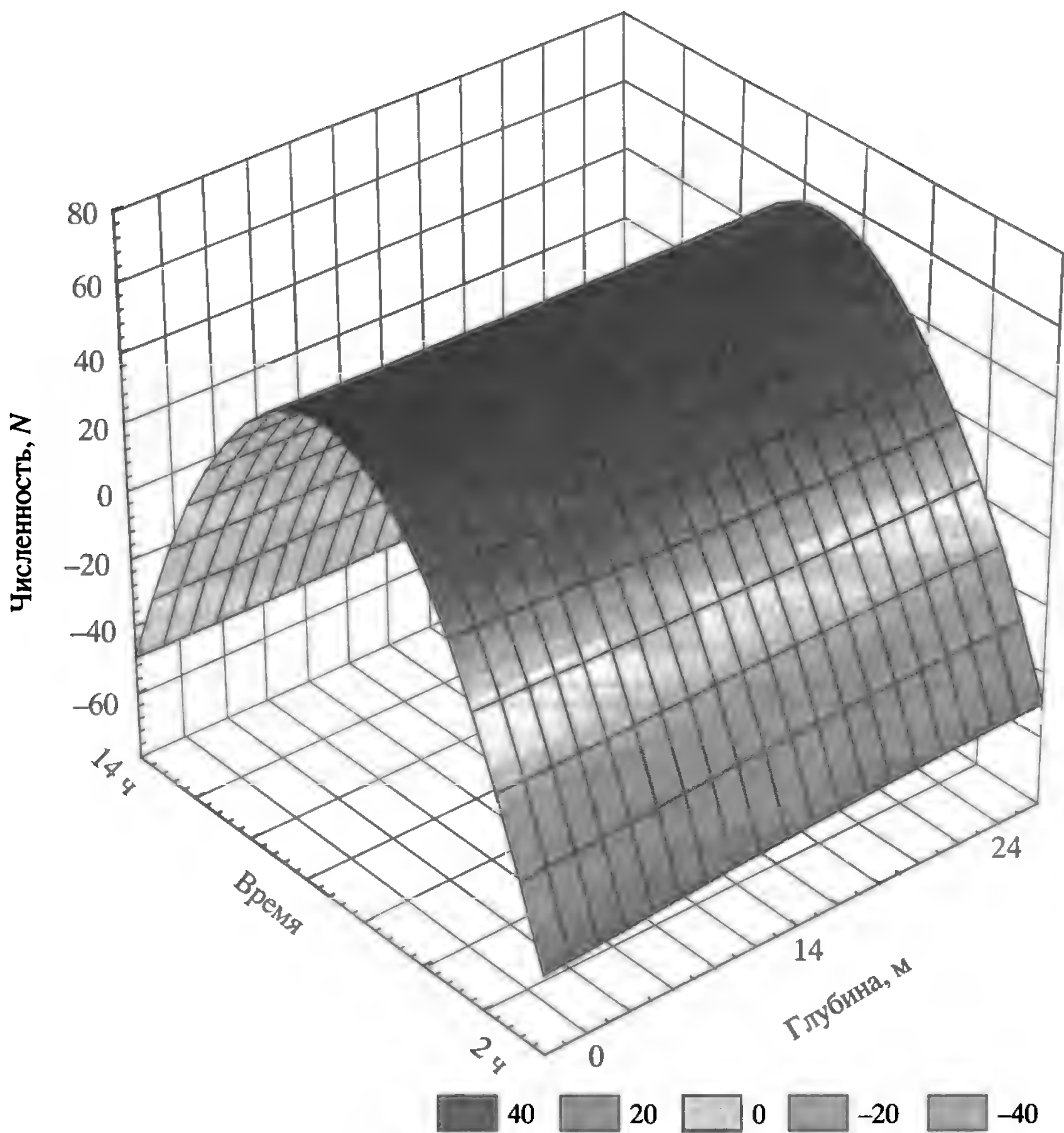


Рис. 11. Пространственно-временное распределение общей численности микромицетов (тыс. КОЕ/л)

в разных биотопических условиях, отмечено, что в поверхностном слое воды наблюдалось более низкое значение как споровой, так и мицелиальной биомассы по сравнению с придонным слоем. В донных отложениях происходит резкое увеличение мицелиальной биомассы (до 88.2% общей) по сравнению с биомассой спор. Споровая биомасса составляет всего 0.48–1.16 г в 1 м³ грунта. В целом же биомасса и спор, и мицелия в грунте на 2–3 порядка выше, чем в воде. Значительное преобладание мицелия в грунтах говорит о том, что именно здесь идет активное развитие терригенных микромицетов водохранилища и наиболее весом их вклад в деструкционные процессы в водоеме.

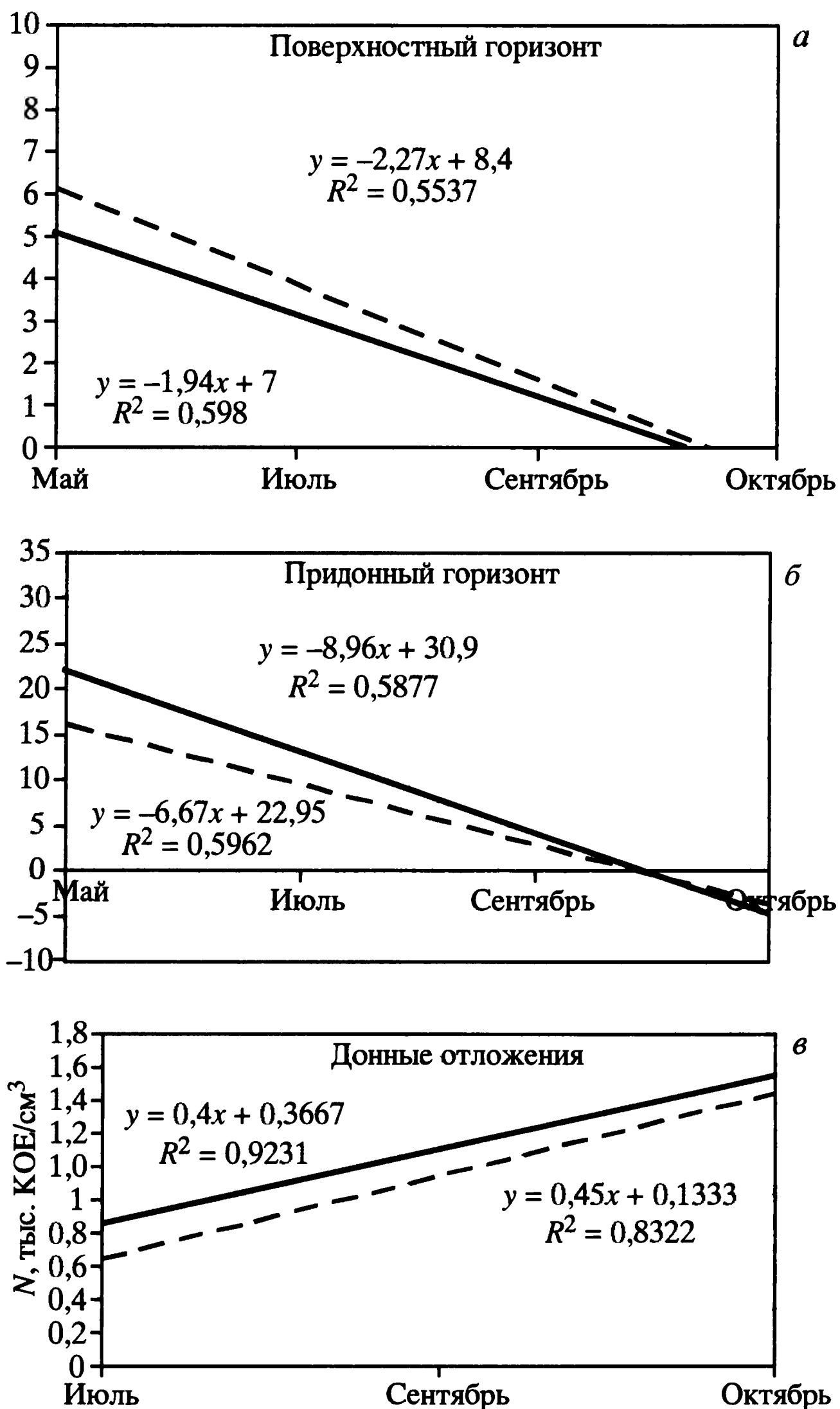


Рис. 12. Сезонная динамика численности микромицетов в воде (а, б) и донных отложениях (в) на русловых (сплошная линия) и пойменных (пунктирная линия) участках Куйбышевского водохранилища, N (тыс. КОЕ в л воды или см^3 грунта)

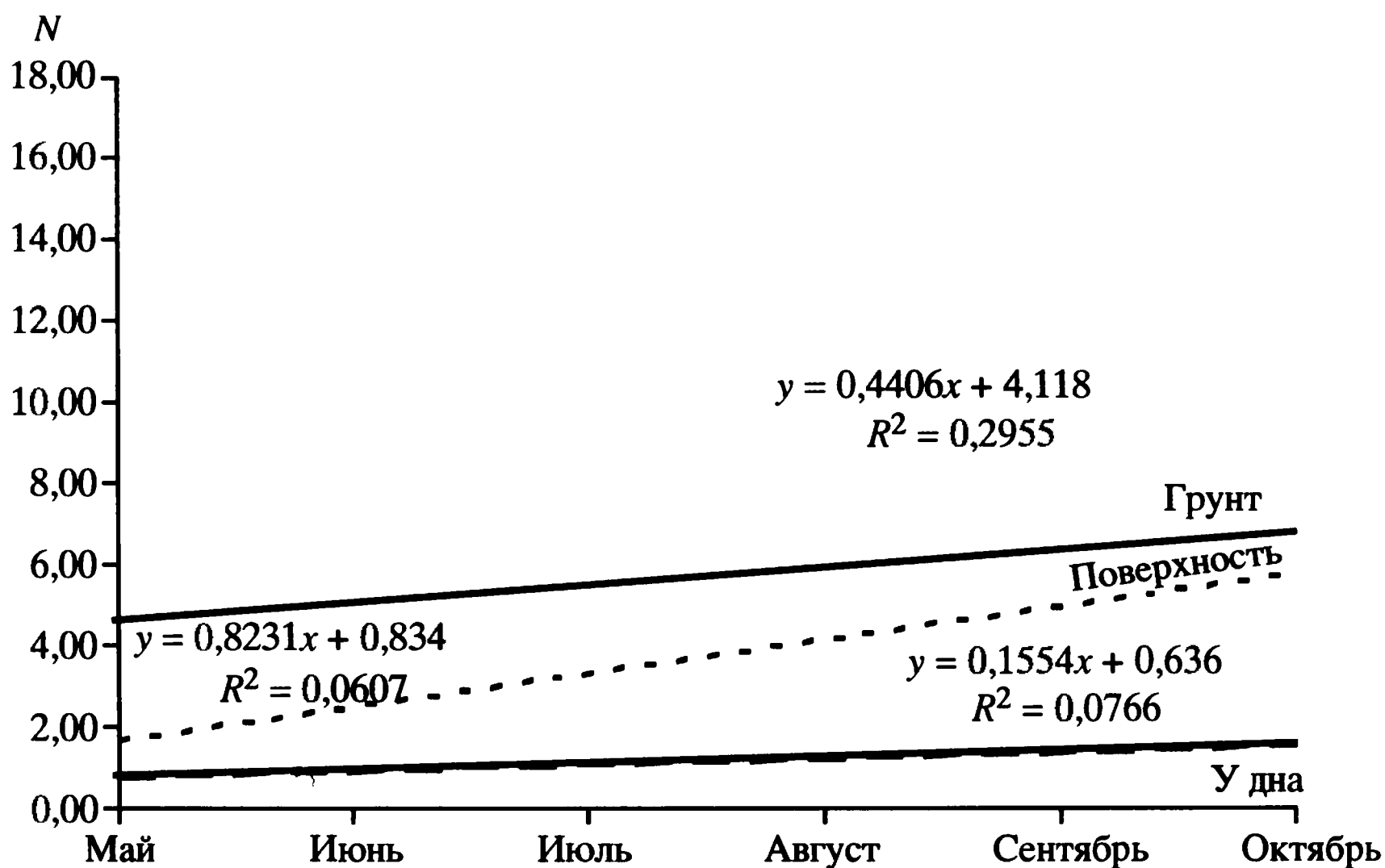


Рис. 13. Сезонная динамика общей численности микромицетов на разных горизонтах в Саратовском водохранилище (среднее по 23 станциям)

Важно отметить, что сравнение объемов грибной (0.016–0.021 г/м³) и бактериальной биомасс (0.26–0.79 г/м³) в воде Куйбышевского водохранилища показало, что биомасса микромицетов примерно в 10–30 раз уступает биомассе бактериопланктона (Терехова и др., 1991).

Этот факт подчеркивает существенные различия между структурой микробоценоза в водоемах и почвах, где по биомассе, как правило, грибы доминируют (Полянская, 1996). Однако не вызывает сомнения, что при изучении процессов микробиологической деструкции веществ в водоемах наряду с бактериями должен учитываться вклад водных грибов: запасы грибной биомассы значимы, а высокая частота встречаемости, ферментативная и антибио-

Таблица 6

**Биомасса грибов в воде и донных отложениях, в г/м³
(Приплотинный плёс, Куйбышевское водохранилище)**

Горизонт	Биомасса грибов общая	Биомасса спор	Биомасса мицелия	Доля мицелиальной биомассы от общей, %
Поверхность	1.6×10^{-2}	0.93×10^{-2}	0.68×10^{-2}	42.2
Придонный	2.05×10^{-2}	1.29×10^{-2}	0.76×10^{-2}	37.7
Грунт	6.78	0.69	6.09	88.2

тическая активность микроскопических грибов дают основания судить о грибах как важном элементе водных экосистем, способном изменять окружающую среду.

Таксономический состав. В результате инвентаризационных исследований, проведенных в рамках данной работы на акватории водных экосистем Поволжья, список видов микроскопических грибов существенно обогащен. В настоящее время с учетом последних ревизий некоторых таксонов он включает 332 вида, которые представляют 86 родов. Среди них 295 видов (67 родов) относятся к Deuteromycota, 23 вида (8 родов) – Zygomycota, 6 видов (3 рода) – Ascomycota. Нередко отмечался темноокрашенный и светлоокрашенный мицелий *Mycelia sterilia*. Как отмечалось ранее, 22 вида (8 родов) представляли Oomycota. Более 80% в ранее опубликованной литературе не встречались. Подробная характеристика видового состава микромицетов приводится в кандидатской диссертации Т. Семеновой (1994), выполненной под руководством автора данной монографии, и в серии статей (Семенова, Терехова, 1990, 1992; Терехова и др., 1990, 1991, 1993; Терехова, Швед, 1992; Семенова, 1994; Semenova, Terekhova, 1994; и др.).

На основании анализа сезонной частоты встречаемости микромицетов можно выделить три категории видов: постоянные, периодические и редкие виды. Многие виды являются общими для разных типов водоемов. Различия в структуре микобиоты проявляются в показателях относительного обилия отдельных видов.

Более подробный анализ распределения видового состава в толще воды показывает, что большинство видов не имеет четкой приуроченности к какому-либо горизонту воды, тогда как некоторые виды характерны, в основном, для поверхностного или придонного слоев воды или грунта. Так, виды рода *Cladosporium* имеют высокую частоту встречаемости в поверхностных слоях волжской воды, а виды рода *Trichoderma* часто встречаются в донных отложениях и придонных слоях воды. Подобную приуроченность отдельных видов к разным горизонтам воды отмечали и ранее. Так, при исследовании микобиоты Асуанского водохранилища с поверхности выявлялись в основном *Aspergillus fumigatus* и *A. terreus*. Начиная с глубины 30 м и ниже повышение численности грибов происходило за счет высокой плотности популяции *Penicillium funiculosum* (Moharram et al., 1990).

Видовой состав микромицетов в наиболее подробно изученных водоемах Волжского бассейна характеризуется данными, представленными в ряде опубликованных работ (Семенова, Те-

рехова, 1990, 1992; Терехова и др., 1990; Терехова, Швед, 1992; Терехова и др., 1993; Семенова, 1994; Semenova, Terekhova, 1994.).

Куйбышевское водохранилище. Отдел Zygomycota в водохранилище представлен 16 видами из 4 родов: *Mortierella* (2 вида), *Mucor* (11 видов), *Rhizopus* (1 вид) и *Thamnidium* (1 вид). В водохранилище отмечалась высокая встречаемость только грибов из рода *Mucor*; представители остальных родов, а также некоторые виды рода *Mucor* (*M. mucedo*, *M. plumbeus*, *M. silvaticus*) встречались очень редко.

Отдел Ascomycota представлен небольшим количеством видов – всего 4: *Chaetomium globosum*, *Ch. microsporium*, *Ch. setosum*, *Sordaria fimicola*. Из них лишь *Ch. globosum* отмечался достаточно часто, причем выделялся этот гриб в основном методом приманок, обильно колонизируя зерна конопли. Остальные виды отмечались единично.

Отдел Deuteromycota представлен более широко – 204 вида (61 род). Из них 1 – водный гифомицет (*Tripospermum camelopardus*), остальные микромицеты известны как типичные представители наземных экосистем.

Группу *постоянных обитателей* Куйбышевского водохранилища составляют виды грибов, более или менее обильно развивающиеся во все сезоны в большинстве биотопов водоема. Сюда относятся, в первую очередь многие виды родов *Trichoderma*, *Penicillium*, *Acremonium*, *Cladosporium*, *Mycelia sterilia*. Наиболее распространенные виды – *T. aureoviride*, *T. koningii*, *T. viride*. Максимальная их численность отмечена в воде весной и летом, осенью их численность резко падает. В грунтах же они обильно развиваются во все сезоны, включая зимний период.

Род *Penicillium* представлен 54 видами. Частота встречаемости рода *Penicillium* очень высока (в среднем 90%) во все сезоны, во всех горизонтах воды и в донных отложениях. Наиболее массовые виды, относящиеся к группе постоянных, – это *P. verrucosum* var. *cyclopium*, *P. stipitatum*, *P. chrysogenum*, *P. diversum* и некоторые другие, причем в разные годы доминировали различные виды.

Представители рода *Cladosporium* (9 видов), особенно *C. cladosporioides*, *C. herbarum*, *C. brevi-compactum* встречаются повсеместно во все сезоны с максимальным обилием в летние месяцы, но численность их обычно невелика (0.2–0.6 тыс. КОЕ/л). Грибы этого рода чаще обнаруживались в воде (частота встречаемости 80–85%) по сравнению с донными отложениями (частота встречаемости 15–22%). В зимних пробах виды рода *Cladosporium* не отмечены.

Род *Acremonium* представлен 11 видами. Все виды имели высокую частоту встречаемости в Куйбышевском водохранилище, кроме *A. alternatum*, *A. crotoconigenum* и *A. hansfordii*. В зимних пробах виды рода *Acremonium* отмечались редко и в незначительных количествах. Грибы сборной группы *Mycelia sterilia* – микромицеты из различных таксономических групп, утратившие в водной среде способность к спороношению и развивающиеся в виде стерильного мицелия – обильно встречались во все сезоны по всему водохранилищу во всех горизонтах воды и донных отложениях. Максимальное развитие – весной и летом, когда частота встречаемости представителей *M. sterilia* достигает до 100%, а численность составляет 1.0–4.0 тыс. КОЕ/л в воде и 0.5–3.0 тыс. КОЕ/см³ в грунте. Осенью их численность в воде постепенно снижается.

Вторая группа грибов представлена микромицетами, периодически обильно развивающимися повсеместно или в отдельных районах водохранилища. К этой группе относятся виды родов *Phoma*, *Alternaria*, *Aureobasidium*, некоторые виды родов *Penicillium* (*P. frequentans*, *P. glaucolanosum*, *P. micizynskii*), *Acremonium* (*A. alternatum*, *A. crotoconigenum*), *Paecilomyces* (*P. lilacinus*, *P. variotii*), *Phialophora* (*Ph. fastigiata*, *Ph. verrucosa*), *Aspergillus* (*A. fumigatus*, *A. niger*), грибы *Mucorales*. Так, мукооровые грибы в водохранилище обильно и во все сезоны встречались только на участке у г. Лаишево, где много легкодоступных органических веществ (стоки крахмального производства местного завода). На остальной территории они отмечались, как правило, эпизодически весной и летом, в основном в донных отложениях; осенью представители *Mucorales* практически не выявлялись. Наиболее часто встречались *M. circinelloides*, *M. hiemalis* и *M. racemosus*. То же самое можно сказать и о роде *Alternaria*, представленном, в основном, видом *A. alternata*. Частота встречаемости и численность *A. alternata* в целом по водохранилищу низки, но этот гриб периодически обильно развивается на отдельных участках водохранилища; в основном это районы поступления стоков различных предприятий.

Род *Aureobasidium* представлен в Куйбышевском водохранилище двумя видами: *A. microstrictum* и *A. pullulans*. Отмечены высокая частота встречаемости и обилие *Rhinoscypha chochrjakovii*, численность которого колебалась от 1.5 до 128.3 тыс. КОЕ/л, а частота встречаемости достигала 80%; *Paecilomyces lilacinus* (численность 1.0–4.5 тыс. КОЕ/л, частота встречаемости 100%) и *Sclerotinia macrospora* (численность 0.5–2.0 тыс. КОЕ/л, частота встречаемости 65%).

В этой группе наибольший интерес представляют грибы рода *Phoma*. *Phoma* spp. широко распространены в разных биотопах. Многие виды являются патогенами растений, некоторые обитают в почве как сапротрофы (Morgan-Jones, Burch, 1988), некоторые вызывают биодеструкцию полимерных материалов и т.п. (Лугаускас и др., 1988), многие виды населяют пресные водоемы (Воронин, 1989; Семенова, Терехова, 1992), при этом многие из них, например, *Phoma herbarum*, являются патогенами рыб (Ross et al., 1975; Нейш, Хьюз, 1984; Марченко, 1988). В наших исследованиях грибы рода *Phoma* отмечены по всему водохранилищу и в значительных количествах. Наиболее распространенными являются виды *Ph. exigua*, *Ph. glomerata*, *Ph. herbarum*, *Ph. pomorum*. Массовое развитие этих грибов наблюдалось в летний период в поверхностном горизонте воды (2.0–25.0 тыс. КОЕ/л); осенью и зимой в донных отложениях (11.0–80.0 тыс. КОЕ/см³ грунта). За период наблюдения (1988–1992 гг.) отмечено ежегодное нарастание численности видов рода *Phoma* в водохранилище.

Третья группа микромицетов водохранилища – редкие виды. Эта группа представлена наибольшим количеством видов, отмечаемых эпизодически или единично в отдельных участках водохранилища и имеющих очень низкую численность. Сюда относятся некоторые виды рода *Penicillium* (*P. aculeatum*, *P. charlesii*, *P. duclauxii*, *P. roseo-purpureum* и др.), многие виды родов *Aspergillus* (*A. candidus*, *A. foetidus*, *A. sydowii*, *A. ustus* и др.), *Cladosporium* (*C. macrocarpum*), *Fusarium* (*F. heterosporium*, *F. sporotrichiella* и др.), *Gliocladium* (*G. deliquescens*, *G. roseum*, *G. varians*), *Verticillium* (*V. albo-atrum*, *V. cellulosaе*), все аскомицеты (*Chaetomium globosum*, *C. microsporum*, *C. setosum*, *Sordaria fimicola*) и многие другие.

Для одних грибов характерна невысокая пространственно-временная изменчивость показателей обилия, показатели обилия других изменялись в большей степени. Так, у *Cladosporium* spp., *Trichoderma* spp., *Penicillium* spp. коэффициенты вариации обилия находились в пределах от 15.6 до 23.4%, тогда как у *Aspergillus* spp. – 81.1% (рис. 14).

Определенные различия в своей структуре имели сообщества микромицетов, проанализированные по профилю водоемов. Доля часто встречающихся (временная частота 60%) грибов в грунте была наибольшей, тогда как доля грибов с частотой встречаемости 30–60% была наибольшей в придонном горизонте (рис. 15).

Набор видов, составляющих основу микобиоты водохранилища, остается более или менее постоянным как в различное время

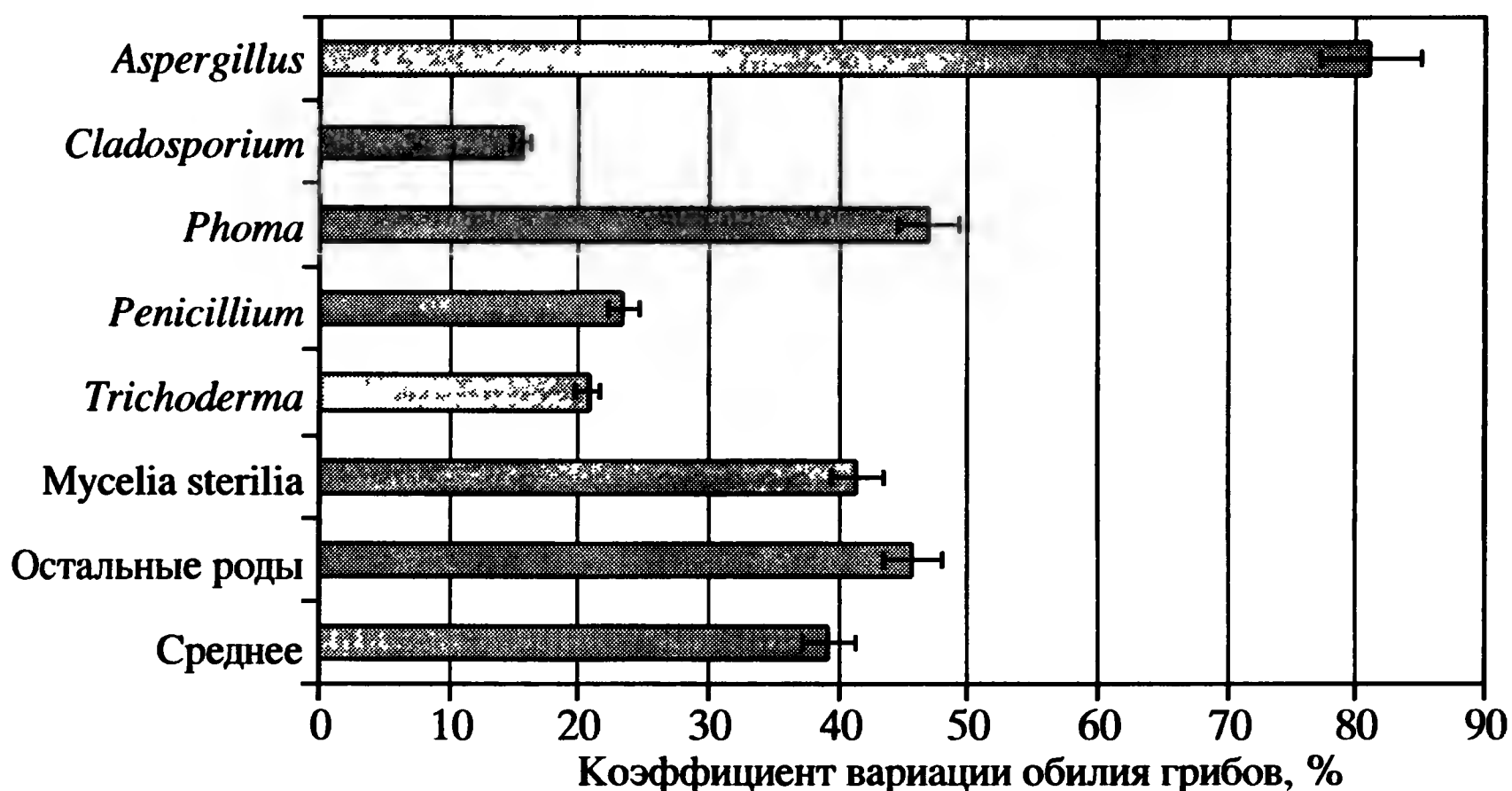


Рис. 14. Значения коэффициентов вариации относительного обилия представителей основных родов микромицетов в пробах воды (Куйбышевское водохранилище, среднее по годам и станциям наблюдений во все сезоны)

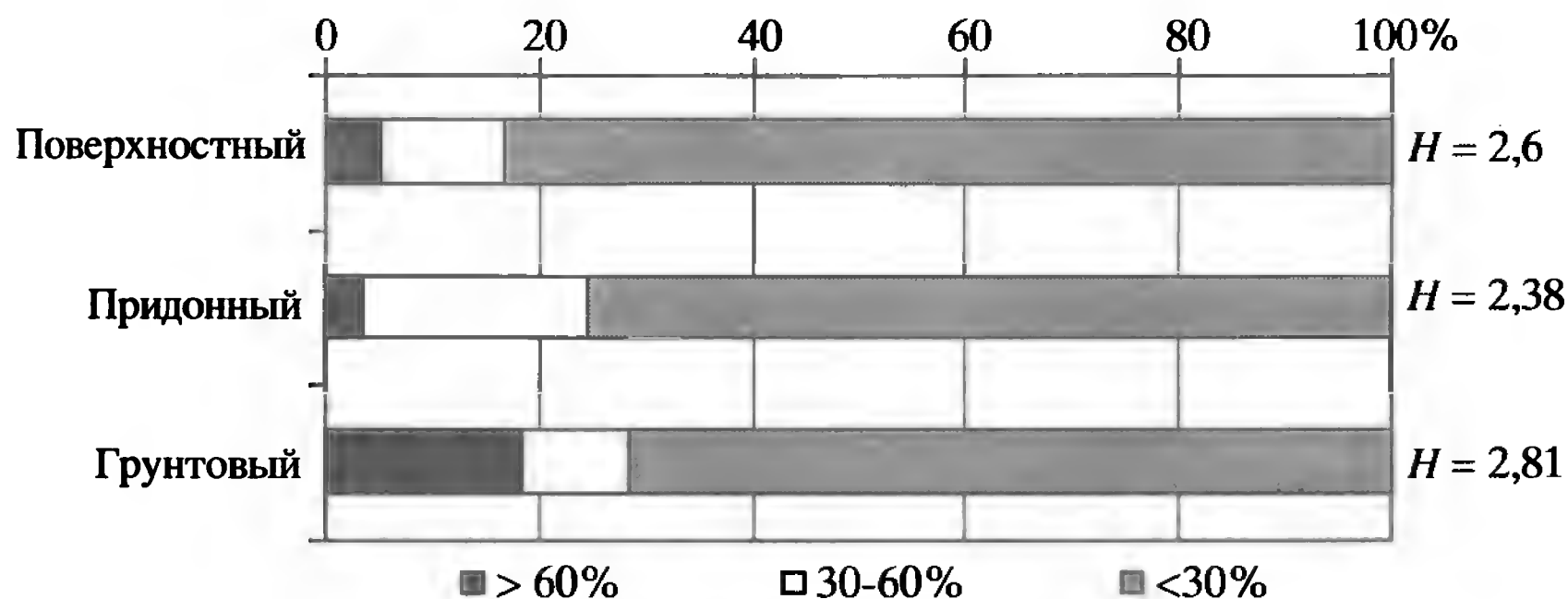


Рис. 15. Соотношение видов с разной частотой встречаемости в сообществах микромицетов Куйбышевского водохранилища

По оси ординат – горизонт и соответствующий ему индекс видового разнообразия по Шеннону (H); по оси абсцисс – встречаемость, в процентах

суток, так и на протяжении более длительного периода, колеблется лишь их относительное обилие (рис. 16).

Малые реки. В богатых органическими соединениями биотопах малых рек доминировали грибы с высокой скоростью роста колоний. По этой причине в ходе сравнительного исследования видового микромицетов, выяснилось, что результаты, полученные одним и тем же методом посева, не дают оснований говорить о высоком разнообразии видовой структуры терриген-

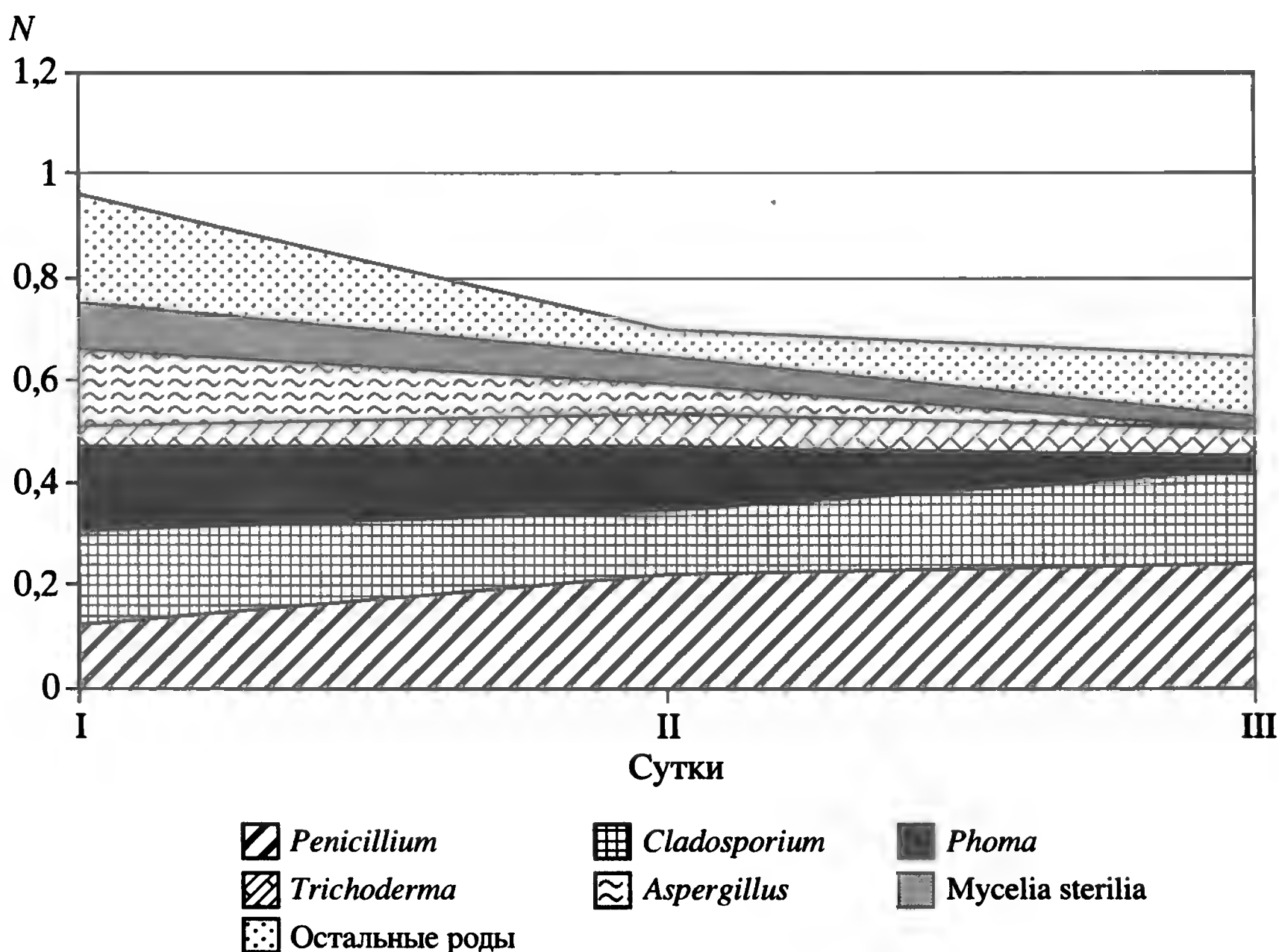


Рис. 16. Динамика численности представителей доминирующих родов микромицетов в течение 3 сут, N , тыс. КОЕ/л

ной части микобиоты в малых реках. Во всех реках доминировали грибы родов *Fusarium* (*F. javanicum*, *F. moniliforme*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichiella* и др.), *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. koningii*) и виды рода *Mucor* (*M. circinelloides*, *M. hiemalis*, *M. racemosus*). Часто встречались виды родов *Penicillium* (*P. chrysogenum*, *P. funiculosum*, *P. verrucosum*) и *Cladosporium* (*C. herbarum*, *C. oxysporum*). Большую часть видов не удалось выделить в культуру и идентифицировать в связи с уже упоминавшимся обилием быстрорастущих видов, подавляющих их развитие на питательных средах.

Средние реки. На примере реки Чапаевки, относящейся к типу средних рек, можно наблюдать как особенности гидрологического режима (глубина, скорость течения, наличие плотины, поступление подпорных вод водохранилища и др.) влияют на структуру сообществ микромицетов. Отчетливее всего различия проявились в распределении на акватории грибов рода *Phoma*: на участке реки ниже г. Чапаевска, где русло реки заполнено подпорными водами Саратовского водохранилища и наиболее велико загрязнение воды промышленными стоками, частота встреча-

емости *Phoma* spp. достигала 100%; обилие в пробах в среднем составляло 26%. На участках реки выше плотины виды рода *Phoma* не отмечены.

Всего же из воды реки Чапаевки выделено и идентифицировано 64 вида и 2 разновидности грибов из 23 родов. Отдел Zygomycota представлен 6 видами рода *Mucor*; наиболее массовыми являлись *M. hiemalis* и *M. sphaeropsis*. Из аскомицетов отмечен *Chaetomium globosum*, встречающийся в незначительных количествах в нижнем течении реки.

Deuteromycota представлены наибольшим числом видов – 50 видов из 18 родов. Доминировали на всем протяжении реки представители рода *Penicillium*, причем в верхнем течении реки преобладали *P. funiculosum*, *P. chrysogenum*, а в нижнем течении – *P. verrucosum*, и *P. velutinum*. Высокой частотой встречаемости характеризовались виды *Trichoderma* (*T. hamatum*, *T. koningii*) и уже упоминавшиеся *Phoma* (*Ph. exigua*, *Ph. glomerata*).

Система Васильевских озер. Спектр видов микромицетов в тринадцати весьма разнообразных по экологическим условиям Васильевских озерах довольно широк. В результате трехлетних инвентаризационных исследований составлен список грибов, включающий около двухсот видов.

Терригенные микромицеты в озерах представлены следующими таксонами.

Отдел Zygomycota – 16 видов из 4 родов. В основном это мукоровые грибы (10 видов), периодически отмечавшиеся в большинстве озер. Представители родов *Mortierella* (2 вида), *Rhizopus* (3 вида) и *Helicostilum* (1 вид) отмечены единично.

Отдел Ascomycota, как и в водохранилище, включает представителей родов *Chaetomium* (*Ch. globosum* и *Chaetomium* sp.) и *Sordaria* (*S. fimicola*). Развитие аскомицетов отмечено преимущественно на приманках совместно с оомицетами; на питательных средах они выделялись реже.

Отдел Deuteromycota наиболее представительный. Здесь максимальное количество видов – 159 из 55 родов. Наибольшее видовое разнообразие характерно для родов *Penicillium* (25 видов), *Fusarium* (15 видов), *Phoma* (9 видов), *Acremonium* (8 видов), *Cladosporium* (8 видов), *Trichoderma* (7 видов), *Verticillium* (7 видов).

На основании анализа встречаемости видов грибов следует заключить, что озера довольно сильно различаются по структуре микобиоты. Наибольшее число видов в Большом и Малом Васильевских озерах и в Главном Рыбоводном (более 30 видов в каждом) наименьшее – в сильно загрязненных водоемах (Шламона-

копителе и Отстойнике 11 и 10 видов соответственно). Следует отметить, что различия видового состава разных озер обусловлены, в основном, редкими и случайными видами.

Вместе с тем в структуре озерных сообществ микромицетов есть общие черты. Так, почти во всех озерах доминирующими являются грибы из рода *Penicillium* (частота встречаемости 78.3%), представленные 25 видами. Наиболее массовыми из них являются *P. chrysogenum*, *P. frequentans*, *P. nigricans*. В группу часто встречающихся микромицетов (частота встречаемости от 30 до 60%) попадают виды родов *Acremonium* (*A. cerealis*, *A. charticola*, *A. roseo-griseum*, *A. strictum*), *Cladosporium* (*C. cladosporioides*), *C. herbarum*, *C. transchelii*, *Phialophora* (*Ph. fastigiata*), *Phoma* (*Ph. glomerata*, *Ph. eupyrena*, *Ph. pomorum*), *Trichoderma* (*T. koningii*, *T. viride*), *Mycelia sterilia* и др.

Большая группа редких микромицетов (частота встречаемости от 10 до 30%) представлена видами родов *Aspergillus* (*A. fumigatus*, *A. niger*, *A. ochraceus*, *A. tamaris*), *Aureobasidium* (*A. pullulans*), *Botrytis* (*B. cinerea*), *Fusarium* (*F. javanicum*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichoides* и др.), *Verticillium* (*V. candelabrum*, *V. lateritium*) и других. Группа микромицетов, однократно встретившихся в исследованных образцах, также представлена большим числом видов, среди них *Fusariella indica*, *Sporodinia grandis* и др.

Таким образом, анализ структуры грибных сообществ в воде позволяет заключить, что терригенные микромицеты характеризуются довольно мозаичным распределением в водной толще. Плотность грибов в воде довольно резко и в короткие промежутки времени многократно меняется. Можно полагать, что временная (суточная, сезонная и межгодовая) динамика численности определяется комплексом факторов, связь между которыми сложна и многообразна. С большей определенностью можно говорить о тенденциях равномерного распределения спор по глубине и возрастании численности фрагментов мицелия с глубиной. Среди признаков терригенных микромицетов, динамика которых достоверно зависит от биотопических условий водоемов, следует назвать также увеличение грибной биомассы от поверхности к нижним горизонтам и возрастание доли мицелиальной составляющей в структуре биомассы по мере продвижения от верхних горизонтов воды к нижним.

2.1.2. Оценка взаимосвязи развития грибов с некоторыми гидробиологическими факторами

Биоиндикационные исследования охватывают чрезвычайно широкий набор абиотических и биотических факторов местообитания организмов. Для наиболее полной оценки биоиндикационного потенциала тех или иных организмов желательно иметь представления о как можно большем числе компонентов, с которыми они взаимодействуют.

Работ, посвященных влиянию различных абиотических факторов на численность и видовой состав микромицетов в водоемах, которые могли бы характеризоваться как комплексные исследования, крайне мало. Это, как отмечают многие авторы, связано в большой мере с трудностями методического и организационного характера (Benson-Evans, 1983; Esho Rahel, Tan, Lim, 1983; Солнцева и др., 1987; Капустина, Иоффина, 1988; Moharram et al., 1990).

В Институте экологии Волжского бассейна РАН неоднократно проводились комплексные натурные наблюдения, в которых достаточно полно регистрировали основные физико-химические и биологические параметры Куйбышевского водохранилища. Это позволило проанализировать изменчивость и взаимосвязь развития микромицетов с основными компонентами, участвующими во внутриводоемных процессах (Селезнев и др., 1993; Терехова и др., 1998).

Сбор информации проводили с научно-исследовательского судна «Наука» в ежесезонных рейсах по всей акватории Куйбышевского водохранилища (обследовали 20–25 станций) и в отдельных его участках, в частности в течение 3 сут исследовали район Климовской узкости. Таким образом изучали разномасштабную изменчивость параметров в сезонном и суточном диапазонах. Полный перечень состава наблюдений включает следующие показатели: температуру (t , °C), электропроводность ($E_{\text{лп}}$), рН и Eh воды, содержание в воде растворенного кислорода (O_2), общей взвеси ($B_{\text{зв}}$), общего азота ($N_{\text{общ}}$) и фосфора ($P_{\text{общ}}$) ионов NO_2 , NO_3 , NH_4 , PO_4 , а также численность и биомассу простейших ($N_{\text{пр.}}$ и $B_{\text{пр.}}$), водорослей ($N_{\text{вод}}$ и $B_{\text{вод}}$), бактерий ($N_{\text{бак}}$), зоопланктона ($N_{\text{бесп}}$ и $B_{\text{бесп}}$), и микромицетов (N), глубину (h), тип грунта. Их определение проводили специалисты института по стандартным гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим методикам. Традиционным для экологических исследований грибов методом посева на чашки Петри с подкисленной средой Чапека оценивали общую численность колониеобразующих единиц и разнообразие сообщества грибов.

Цель этих исследований заключалась в математическом описании характера зависимости параметров микобиоты от приведенного выше спектра биотических и абиотических показателей. Можно было ожидать, что наиболее вероятным воздействующим фактором будет температура, поскольку в целом на водохранилище характер кривой распределения температур совпадал с кривой распределения численности. Проведенные корреляционный и регрессионный анализы полученных данных показали, что из всех учитываемых факторов температура действительно оказывает наибольшее влияние на состав грибного сообщества (коэффициент корреляции численности с температурой составляет 0.60, а с динамическими характеристиками колоний 0.50). Влияние остальных факторов в данном случае оказалось незначительным. Тип зависимости численности (N) и скорости роста (Kr) от температуры показан в уравнениях регрессии. Эти уравнения справедливы для следующих интервалов значений факторов: $pH = 6.4 - 8.8$; $t^{\circ} = 6.0 - 26.5^{\circ}C$, $h = 0.4 - 2.6$ м, тип грунта ($T_{гр}$) – 6 градаций.

Факторы, влияние которых незначительно, приведены в скобках в порядке убывания их значимости:

$$Y(N) = -2319.80 + 436.70 t, ^{\circ}C \ (S, pH, h, T_{гр}.)$$

$$Y(Kr) = 0.05 + 0.09 t, ^{\circ}C \ (pH, h, S, T_{гр}.)$$

В другой серии наблюдений проанализированы данные комплексной экспедиции, проведенной в августе 1991 г. на Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища с судна, установленного на якорь в районе Климовской узкости, где ширина водоема составляет 6 км. Вертикаль располагалась в 1 км от правого берега. Глубина под судном периодически менялась в пределах 15–24 м из-за крайне неоднородного рельефа дна. Абиотические и биотические показатели регистрировали в течение 3 сут с дискретностью 6 ч в поверхностном и придонном горизонтах воды. Поскольку данные были получены в практически изотермических условиях (интервал варьирования $18.3 - 20.2^{\circ}C$), взаимосвязи между исследуемыми факторами имели более сбалансированный характер. На рис. 17 представлен граф, построенный по матрице парных коэффициентов корреляции между перечисленными показателями. Данные позволяют сделать следующие выводы: в составе исследуемого биотического комплекса существуют достаточно отчетливые статистические взаимосвязи между продукционными характеристиками микромицетов и бактерий ($N_{гр} - N_{бак}$), водорослей и простейших ($N_{вод} - N_{пр}$) зоопланктона и

ляционной связи между факторами обусловил принципиальное превосходство по всему набору статистических критериев уравнения регрессии, в которое вошли новые переменные, полученные в результате различных нелинейных преобразований исходного набора регрессоров.

Уравнение регрессии, полученное в результате шагового множественного регрессионного анализа данных, дает следующее количественное описание зависимости численности микромицетов в воде от перечисленных выше факторов:

$$Y(N) = -5.75 + 0.3 \cdot 10^{-4} X_3 X_{18} + 0,75 X_2 X_{13} - 0.01 X_3 X_9 + \\ + 0,05 \cdot 10^{-4} X_3 X_{19} - 0,01 X_{18} + 0,02 X_2 \cdot X_2,$$

где X_2 – температура, X_3 – электропроводность, X_9 – содержание NO_3 , X_{13} – содержание общего фосфора, X_{18} – численность бактерий, X_{19} – численность зоопланктона, $X_3 X_{18}$ – эффект совместного влияния факторов.

Достоверность влияния этих факторов высока; при пороговом значении частного критерия Фишера = 2.50 отмечены следующие значения F -критерия:

Коэффициент	Переменная	Частный F -критерий
$Y = -5.75473$	$0.00003 X_3 X_{18}$	11.22
	$0.75378 X_2 X_{13}$	13.00
	$-0.00596 X_3 X_9$	12.12
	$-0.00005 X_3 X_{19}$	7.36
	$-0.01381 X_{18}$	8.61
	$0.01661 X_2 X_2$	3.04

Влияние остальных факторов недостоверно.

В целом, согласно полученным моделям, существенное влияние на жизнедеятельность микромицетов в воде оказывают такие гидрохимические факторы, как содержание общего фосфора (способствует росту численности) и нитратного азота (угнетает рост численности). Интервал изменения значений некоторых других абиотических факторов (рН, растворенный кислород) в указанный период был незначительным, и соответственно не выявлено их влияние на численность грибов, хотя из литературы известно, например, что закисление озерной воды существенно изменяет содержание микромицетов (Солнцева и др., 1987). Что касается зависимости от других компонентов водной биоты, то выявлена корреляция численности микромицетов с численностью бактерий и зоопланктона, и в то же время несущественным оказалось в данном случае взаимодействие с водорослями и простейшими.

Весьма интересной выглядит модель, в которой учитываются эффекты парного взаимодействия варьируемых переменных. При этом удалось вскрыть влияние такого определяющего абиотического фактора, как электропроводность, оказавшегося в тени в других моделях. Можно предположить, что связь между продуктивностью микобиоты, бактерий и зоопланктона, выявленная в большинстве моделей, определяется не только причинами симбиотического характера, но и совместным влиянием на весь биотический комплекс некоторого, явно не присутствующего (эффект «опосредованного влияния») фактора среды, которым может явиться общая минерализация воды.

Подобный комплексный анализ взаимодействия водной микобиоты со столь широким набором абиотических факторов и гидробионтов ранее не проводился, тем более в отношении терригенных микромицетов. Что касается облигатноводных грибов, то известно, например, что методом регрессионного анализа из 13 изученных физико-химических и климатических факторов установлена зависимость развития конидий водных гифомицетов от температуры воды и количества выпадающих осадков (Thomas et al., 1989). Показана положительная корреляция между количеством видов водных грибов и жесткостью воды; отрицательная корреляция отмечена между количеством видов и БПК, общей жесткостью воды, окисляемостью, содержанием сульфатов, органического азота и фосфатов (Czeczuga, Proba, 1987).

Таким образом, на основе оригинальных данных с помощью уравнений линейной и нелинейной регрессии охарактеризована зависимость развития микроскопических грибов на акватории Куйбышевского водохранилища от широкого набора абиотических и биотических параметров. Исследование показало, что общая численность микромицетов взаимосвязана с температурой, электропроводностью, содержанием общего фосфора и нитратного азота. С другими физико-химическими параметрами связь не выявлена. Возможно, это обусловлено небольшим диапазоном колебаний их значений в Куйбышевском водохранилище в исследованный период. Биологические компоненты водоема, напротив, характеризовались довольно высокой изменчивостью (коэффициенты вариации 26–127%). При этом установлена взаимосвязь численности микромицетов с численностью бактерий и планктонных беспозвоночных (Терехова и др., 1997).

2.1.3. Состав грибов на рыбах и в воде

Микроскопические грибы могут прямо или косвенно влиять на активность и развитие других гидробионтов. Пути воздействия могут быть различными – от прямого паразитирования до опосредованного влияния через изменения среды обитания, путем выделения биологически активных метаболитов. Среди грибных экзометаболитов известно большое количество токсичных компонентов.

Тот факт, что микромицеты, ведущие сапротрофный образ жизни, при определенных условиях могут вызывать серьезные болезни рыб, переходить к паразитированию, хорошо известен из многих источников.

Г. Нейш и Г. Хьюз (1984) отмечали на рыбе *Fusarium culmorum*, *Phoma herbarum*. Л. Воронин (1987) сообщает о высокой частоте встречаемости на теле рыб микромицетов из родов *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Mortierella*, *Mucor*, *Penicillium*, *Phoma*, *Trichoderma*.

В условиях промышленного разведения рыб особенно большой ущерб наносят микотоксикозы, вызываемые токсинами плесневых грибов. Среди возбудителей болезней рыб, наряду с водными сапролегниевыми видами, известными возбудителями дерматомикозов и висцеральных микозов рыб (Грищенко, 1985), немало представителей терригенных микромицетов. В числе токсинообразующих грибов и возбудителей микозов упоминаются *Aspergillus flavus*, *Acremonium kiliense*, *Alternaria consortial*, *Fusarium avenaceum*, *Phoma herbarum*, *Pyrenochaeta acicola*, *Tolypocladium inflatum*, *Volutella salmonis*, *Trichothecium* sp. (Марченко, 1988). Микозы и микотоксикозы рыб представляют серьезную проблему для рыбоводства.

В данной работе проведены сравнительные исследования микобиоты на некоторых видах рыб из семейства карповых (лещ, синец, красноперка), широко распространенных в водах Куйбышевского и Саратовского водохранилищ.

По нашим данным, из слизи с поверхности и жабер выделяются специфические комплексы грибов, несколько отличающиеся по составу, обилию и частоте встречаемости от грибов водной толщи водоемов, в которых они обитают. К грибам, встречаемость которых примерно одинакова в пробах воды и образцах слизи всех видов рыб в двух водохранилищах, следует отнести только виды рода *Penicillium*. Частота встречаемости многих других грибов на рыбах и в воде сильно различалась. Так, грибы рода *Aspergillus* довольно часто встречались в пробах воды

Частота встречаемости (в %) некоторых родов микромицетов в воде и на поверхности тела некоторых видов рыб Куйбышевского и Саратовского водохранилищ

Род грибов	Саратовское водохранилище				Куйбышевское водохранилище	
	вода	красно-перка	лещ	синец	вода	лещ
<i>Acremonium</i>	15	0	5	0	44	21
<i>Alternaria</i>	0	0	15	0	16	12
<i>Aspergillus</i>	27	0	0	0	22	1
<i>Aureobasidium</i>	18	14	15	13	27	18
<i>Botrytis</i>	2	12	8	25	22	8
<i>Cladosporium</i>	45	1	0	7	33	76
<i>Fusarium</i>	3	1	42	13	0	12
<i>Mortierella</i>	18	0	13	7	0	5
<i>Mucor</i>	11	11	32	0	0	30
<i>M. sterilia</i>	54	16	8	7	66	12
<i>Penicillium</i>	100	76	93	87	100	44
<i>Phoma</i>	5	80	95	81	5	74
<i>Trichoderma</i>	81	72	75	75	66	5
<i>Verticillium</i>	27	0	0	0	6	0

(22–27%) и практически не встречались на рыбах. Частота встречаемости микромицетов рода *Fusarium* в воде ниже, чем на рыбе (табл. 7).

На примере микобиоты рыб Саратовского водохранилища проведен более подробный анализ кинетической структуры грибных сообществ. Он показал, что в поверхностной слизи исследованных видов рыб доминировали медленно растущие грибы (со скоростью роста колоний 0.06–0.15 мм/ч).

При этом наиболее разнообразным по кинетическим параметрам оказалось сообщество микромицетов на леще (индекс Шеннона $H = 2.74$), тогда как на двух других видах (красноперке и синце) спектр видов и их представленность были примерно одинаковыми (табл. 8).

Можно предположить, что выявленные различия в структуре микобиоты обусловлены некоторыми особенностями, связанными с традиционными местообитаниями исследуемых видов рыб. Так, в частности, красноперка обычно питается среди зарослей в придонных и нижних горизонтах воды, старается не покидать места с густой растительностью, а лещ, напротив, более активен, собирает пищу не только у дна, но и в зоне развития планктон-

Распределение грибов по классам с одинаковой скоростью роста на рыбах Саратовского водохранилища (в %) и разнообразие грибного комплекса (по Шениону)

Ранжирование по классам в зависимости от радиальной скорости роста колоний		Вид рыбы		
класс <i>Kr</i>	интервалы <i>Kr</i> , мм/ч	красноперка	синец	лещ
1	0.00–0.05	8.77	3.12	1.76
2	0.06–0.10	49.70	50.00	30.30
3	0.11–0.15	12.86	14.58	22.20
4	0.16–0.20	6.43	7.29	11.60
5	0.21–0.25	1.75	1.04	4.79
6	0.26–0.30	0.58	3.12	1.76
7	0.31–0.35	5.26	3.12	6.82
8	0.36–0.40	2.34	6.25	2.52
9	0.41–0.45	3.50	2.08	2.77
10	0.46–0.50	8.77	9.37	15.40
Индекс разнообразия (по Шеннону, <i>H</i>)	–	2.42	2.40	2.74

ных организмов. Не исключено, что более высокое разнообразие грибов на леще связано именно с более широким диапазоном условий обитания рыб-хозяев.

2.1.4. Особенности распределения грибов в донных отложениях разных типов

Грибы в донных отложениях достаточно чувствительны к изменению естественных экологических факторов, в частности к содержанию органического вещества в водоемах, физико-химической структуре илов.

При детальном обследовании донных отложений разных типов выявлены существенные (не менее чем в два раза) различия в содержании грибов. Общая численность грибов в богатом органическими веществами сером иле в среднем составила 30.1 ± 18.0 тыс. КОЕ/г грунта, тогда как в бедных органикой песчаных донных отложениях она составила всего 15.1 ± 17.3 тыс. КОЕ/г.

В целом же полученные данные о высокой (десятки тысяч в 1 г) численности микромицетов в толще донных отложений со-

ответствуют уровню средней степени обогащенности почв микроорганизмами (Звягинцев, 1987; Оразов, 1989).

Условия обитания в донных отложениях значительно более стабильные по сравнению с водой. Это выражается и в распределении многих важных для живых организмов параметров. Даже в самом верхнем (10 см) слое существует и более или менее продолжительно сохраняется определенная стратификация органических веществ, кислорода, температуры и пр.

Влияет ли это на профильное распределение микромицетов? Было проведено исследование микобиоты в разных слоях донных отложений Куйбышевского водохранилища. Для сравнения были обследованы характерные для водоема, но контрастные по ряду морфологических и физико-химических параметров типы донных отложений: песок и богатый органическими веществами серый ил.

Данные, полученные при изучении вертикального распределения микромицетов в грунтах разных типов, представлены на рис. 18. Они свидетельствуют об очень интенсивном развитии микромицетов в верхних слоях донных отложений (до глубины 3 см). Причем, максимумы численности несколько не совпадают: в сером иле, богатом органикой, отмечено повышение численности на глубине 2–3 см, тогда как в бедном органикой песчаном грунте численность микромицетов постоянно снижалась с глубиной.

По таксономической структуре столь явные различия не выявлены. Среднее число видов в каждом из слоев в песке 12.4 ± 3.78 и в сером иле – 9.8 ± 3.77 . Оцененное по методу посева видовое разнообразие в песчаном грунте оказалось даже несколько выше (индекс Шеннона $H = 2.6$), чем в сером иле ($H = 2.0$), где, подавляя развитие других микромицетов, доминировали быстрорастущие мукоровые грибы, а также виды рода *Cladosporium* (особенно в верхних слоях). Различия в видовом составе обусловлены прежде всего такими характерными для донных отложений микромицетами, как виды родов *Trichoderma* и *Penicillium*. Они были слабо представлены в сером иле, тогда как в песчаном грунте отмечены во всех слоях и с высокими показателями относительного обилия. Это касается в первую очередь *Penicillium verrucosum* var. *cyclopium*, нескольких видов рода *Trichoderma*, а также *Phoma medicaginis*; кроме того, в верхних слоях в песке в небольших количествах присутствовали виды родов *Fusarium*, *Acremonium* и др.

Таким образом, к признакам, по которым хорошо выражены различия между сообществами микромицетов в двух типах дон-

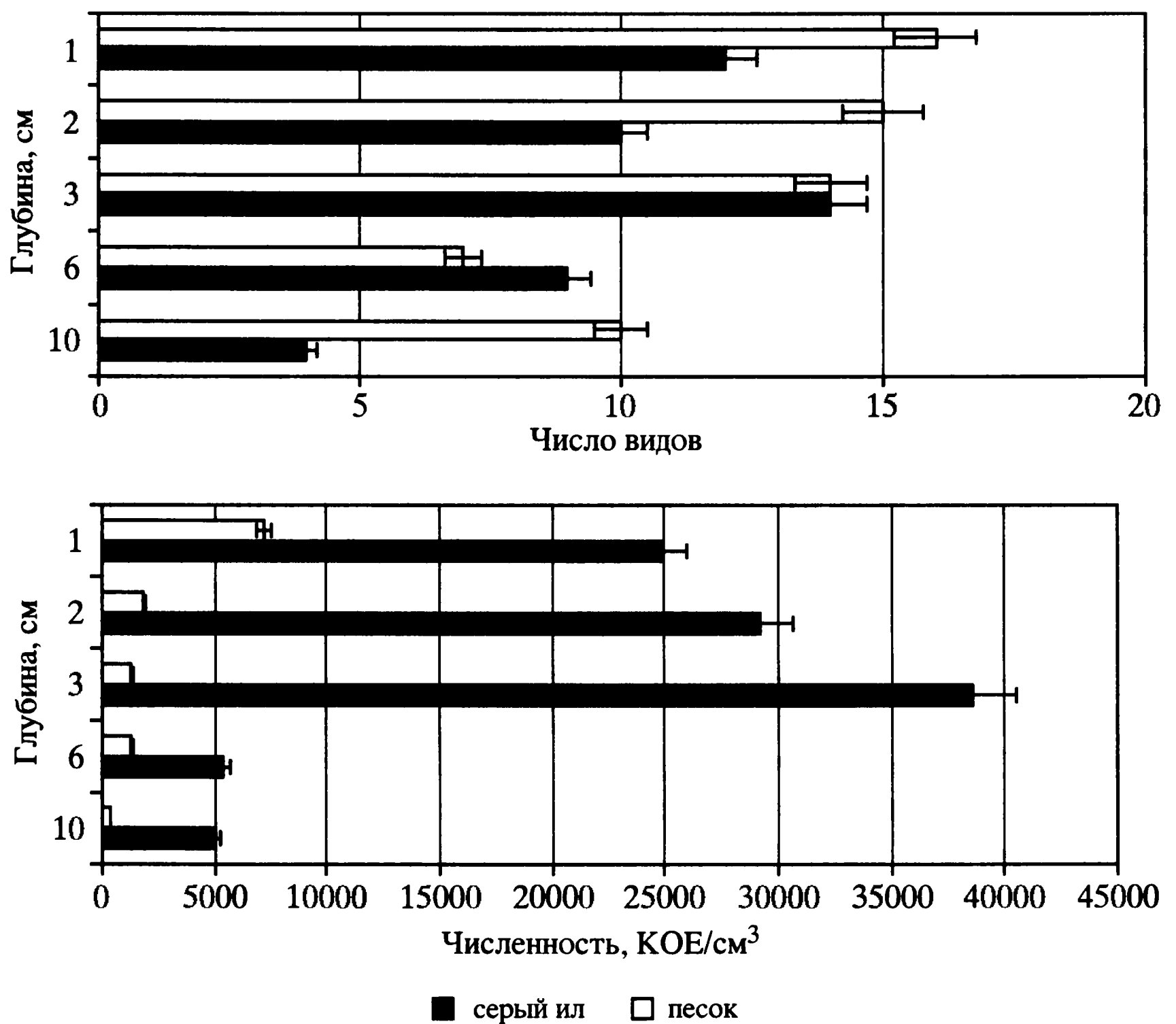


Рис. 18. Профильное распределение микромицетов в донных отложениях разных типов

ных естественных биотопов, относятся характер их профильного распределения и общая численность колониеобразующих единиц грибов, т.е. плотность микромицетов.

Если понимать под максимальной информативностью максимум дисперсии между различными вариантами при минимуме дисперсии внутри одного варианта, то при анализе отношений дисперсий численности и числа видов внутри одного варианта (тип грунта) и между вариантами (разными типами грунта) большую экологическую информативность показала именно численность грибов. Для этого параметра микобиоты отношение дисперсий было 30.2, тогда как для числа видов только 2.0.

Итак, общее число видов микромицетов, как и индексы разнообразия Шеннона, недостаточно четко дифференцируют условия обитания в разных типах донных отложений. Вместе с тем

высокие показатели относительного обилия мукоровых грибов в сером иле свидетельствуют о его большой насыщенности легкодоступными органическими соединениями, особенно привлекательными для грибов этой группы.

2.2. Реакция водной микобиоты на загрязнение: техногенная трансформация сообществ

2.2.1. Биоиндикация загрязнений по реакции оомицетов

Различия в структуре микобиоты водных экосистем с разным качеством и уровнем загрязнения были наиболее заметны *по относительному обилию и частоте встречаемости видов группы первичноводных грибов – оомицетов.*

Анализ сообществ облигатноводных грибов в биотопах разного качества проводился наряду с исследованием терригенных микромицетов в сезонной динамике и по глубине водной толщи.

Удобной природной моделью для выявления индикаторной значимости оомицетов оказались Васильевские озера. Как уже указывалось, они включают 13 мелких и средних водоемов разного функционального назначения, расположенных в черте г. Тольятти в одинаковых природно-климатических условиях. Одни из них вплотную примыкают к гигантскому промышленному комплексу (IV, VII, O), в них сливают стоки химических производств разной степени очистки. Другие озера расположены в местах отдыха населения (оз. Большое и Малое Васильевское) и постоянно подвержены рекреационному воздействию, в озерах третьей группы разводят рыбу (оз. Малое и Главное Рыбоводное).

В пробах воды, отобранных в разных озерах у берега (из поверхностного горизонта воды) и на середине (из поверхностного и придонного горизонтов), были явные различия в содержании оомицетов (табл. 9). Следует подчеркнуть, что наиболее высоким обилием оомицетов характеризуются специализированные рыбоводные озера (IX, X), где в поверхностных прибрежных пробах воды были максимальные баллы обилия (средние значения – 4.6) по условной 5-балльной шкале. Большое количество оомицетов содержали также пробы воды на поверхности и у дна в срединной части этих водоемов. В других озерах оомицеты выявлялись в большем количестве, как правило, у берега. Естественно

Структура грибных сообществ микромицетов в воде Васильевских озер

Номер и название озера	Место отбора проб*	Обилие оомицетов, баллы	Общее число видов	Численность по ЛМ., тыс. ед./л	Длина мицелия, м/л	Биомасса, мг/м ³
I оз. Большое Васильевское	1	1.3	6	61	0.000	0.61
	2	0.0	11	51	0.015	0.52
	3	1.2	15	67	0.053	0.69
II оз. Малое Васильевское	1	4.6	7	31	0.000	0.61
	2	1.3	10	11	0.015	0.52
	3	1.3	14	46	0.053	0.69
III оз. Прудовилов	1	3.2	4	37	0.000	0.37
	2	0.0	8	52	0.460	—
	3	2.5	9	34	0.000	0.34
IV оз. Шламонакопительное	1	3.3	1	7	0.000	0.07
	2	—	9	8	0.114	0.12
	3	—	—	—	—	—
IX оз. Малое Рыбоводное	1	4.6	—	—	—	—
	2	2.5	7	24	0.122	0.29
	3	1.0	14	27	0.210	0.35
X оз. Главное Рыбоводное	1	4.6	8	17	0.284	0.28
	2	2.5	13	52	0.400	0.68
	3	2.5	13	34	0.830	0.65
XI оз. Дачное	1	3.9	10	36	0.000	0.36
	2	2.5	14	9	0.101	0.13
	3	0.0	20	31	0.000	0.31
XII оз. Восьмерка	1	3.3	14	18	0.000	0.18
	2	0.0	15	15	0.046	0.17
	3	0.0	15	18	0.000	0.18
XIII оз. Свалочное	1	1.0	2	17	0.150	0.23
	2	0.0	9	49	0.000	0.49
	3	0.0	10	104	0.305	1.22
XIII оз. Трешка	1	2.9	14	2	0.000	0.02
	2	1.0	13	21	0.000	0.21
	3	0.0	9	3	0.000	0.03
O Отстойник	1	3.0	2	—	—	—
	2	0.0	11	31	0.000	0.31

* Пробы воды: 1 – прибрежная, поверхность; 2 – середина, поверхность; 3 – середина, придонная.

предположить, что заметно отличающееся от других озер обилие оомицетов в рыбоводных озерах связано со спецификой их хозяйственной эксплуатации и наличием большого количества органических отходов. Достаточно интенсивное развитие оомицетов в некоторых других озерах (IV, XII, O) также свидетельствует об их высокой эвтрофикации, обусловленной влиянием поступающих со сточными водами химических загрязнителей.

В большей степени, чем относительное обилие оомицетов, различия в структуре водной микобиоты озер проявлялись в *составе видов*. В сильно загрязненных химическими отходами озерах, таких, как Свалочное (XIII), Шламонакопительное (IV), Отстойник (O), отмечались в основном питиевые грибы (*Pythium* spp.). Это яркое подтверждение того, что высокое обилие и частота встречаемости видов рода *Pythium* – надежный показатель уровня эвтрофикации водоемов (Логвиненко, 1972). Характерной особенностью микобиоты Главного Рыбоводного озера было не только высокое обилие, но и разнообразие видов Oomycota, что вполне объяснимо их трофическими предпочтениями – многие из них паразитируют на рыбах и водных беспозвоночных. Наиболее массовыми были *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica* и *Pythium debaryanum*. Виды *Achlya* spp., встречались единично или отсутствовали вовсе.

Другой наглядной моделью для демонстрации особенностей в структуре Oomycota при эвтрофикации биотопа является участок Куйбышевского водохранилища вблизи сброса сточных вод казеинового завода – крупного местного производства г. Лаишева. Здесь практически единственным видом, представляющим группу оомицетов по всей глубине водной толщи, был *Leptomitius lacteus*. Обилие мицелия этого вида было максимальным по принятой условной шкале оценки. Наши данные о массовом развитии этого вида в месте поступления в водоем промышленных стоков, содержащих отходы белковой природы, полностью соответствуют хорошо известным представлениям об индикаторной значимости этого вида (Логвиненко, 1972).

2.2.2. Биоиндикация загрязнений по реакции терригенных микромицетов

Общая численность грибов. Заметные изменения общей численности терригенных микромицетов происходят при резком ухудшении качества воды. Это может соответствовать разным стадиям развития экосистемы от состояния антропогенного на-

пряжения до разных вариантов экологического регресса (Абакумов, 1991).

В районе Приплотинного плёса, испытывающего постоянную техногенную нагрузку в результате интенсивного сброса недоочищенных сточных вод коммунально-промышленного комплекса (КПК) г. Тольятти, было проведено детальное изучение реакции микобиоты на загрязнение воды и грунта. Работа проводилась с мая по октябрь 1988 г. на 4 станциях. Экологические различия между станциями обусловлены степенью загрязнения промстоками: 1 – незагрязненная (район водозабора ВАЗа); 2 – слабо загрязненная (зона смешения сточных вод КПК г. Тольятти с волжской водой); 3 – сильно загрязненная (конец канала сточных вод КПК г. Тольятти) и 4 – очень сильно загрязненная (начало канала сточных вод КПК г. Тольятти).

Общая численность грибов (КОЕ) в пробах, отобранных на наиболее загрязненной станции 4, где содержание органо-минеральных компонентов в 10–30 раз превосходило «фоновые» участки, была значительно (в 2–3 раза) выше по сравнению с незагрязненными или слабо загрязненными местами. На трех других участках, расположенных по градиенту разбавления сточных вод, численность микромицетов достоверно не различалась (рис. 19).

Сходная картина наблюдалась при выбросах в Волгу неочищенных хозяйственно-бытовых и промышленных стоков в результате аварии на очистных сооружениях ВАЗа. На близко расположенных к месту аварии участках, где по многим показателям санитарно-гигиенические нормативы были превышены многократно, средняя численность грибов резко возросла. Максимум численности микромицетов превысил «фоновые» значения более чем в два раза, пределы варьирования заспоренности воды резко увеличились (5.42–1.0 тыс. КОЕ/л против 2.40–1.1 тыс. КОЕ/л на незагрязненных участках).

Такие вспышки развития отдельных видов редуцентов в стрессовых условиях достаточно характерны для состояния так называемого метаболического прогресса, которым сопровождается развитие экосистем на определенной стадии – стадии экологического регресса (Абакумов, 1991). Дальнейшее увеличение нагрузки, как правило, приводит к состоянию и метаболического, и экологического регресса, т.е. необратимой репрессии биоты экосистем (Экологические модификации..., 1991).

При возрастании содержания многих других видов загрязнений (особенно токсикантов неорганической природы) наблюдается неуклонное снижение общей численности до полной репрессии развития микромицетов.

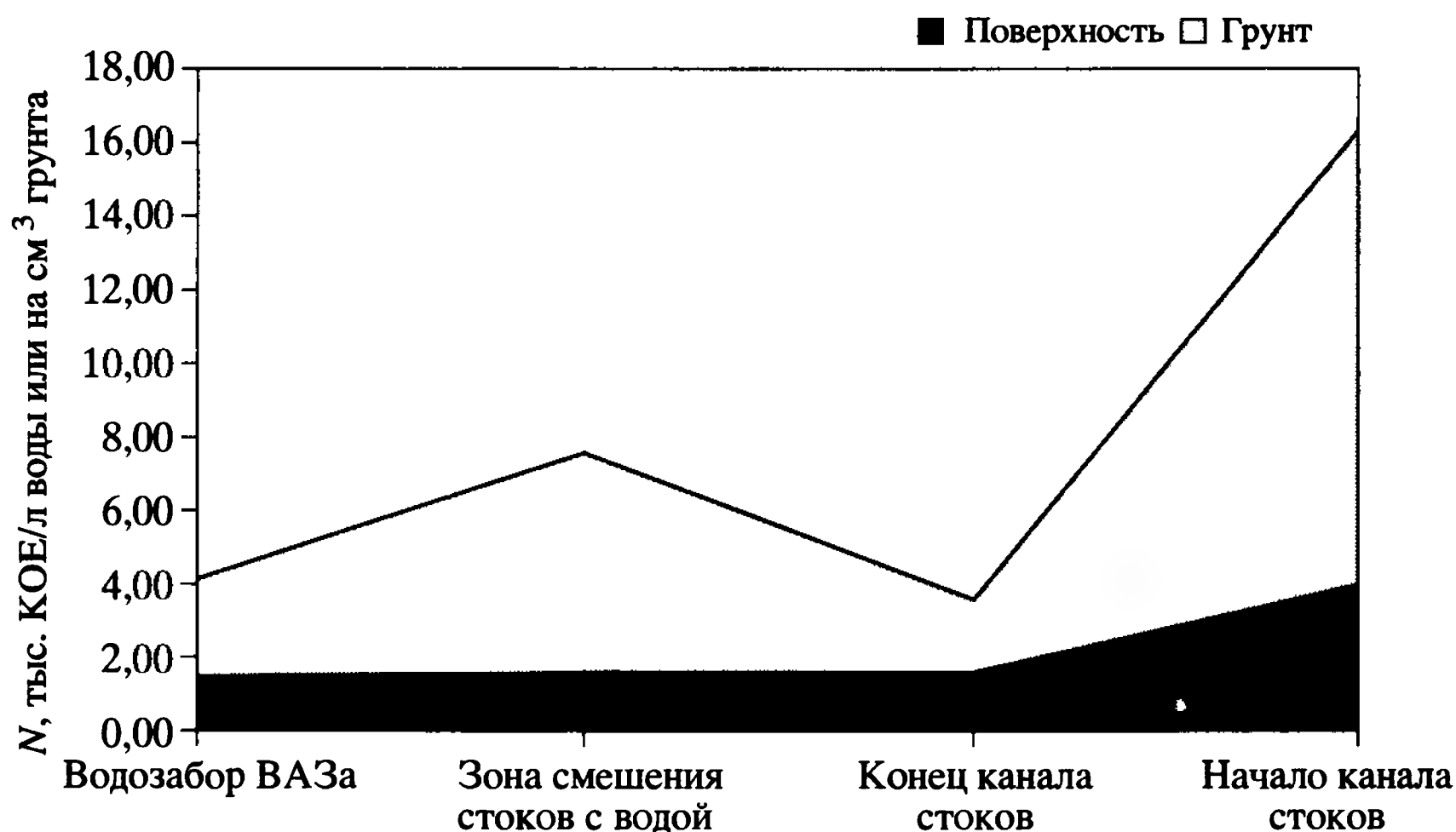


Рис. 19. Динамика численности микровицетов (N) по градиенту разбавления промстоков КПК г. Тольятти

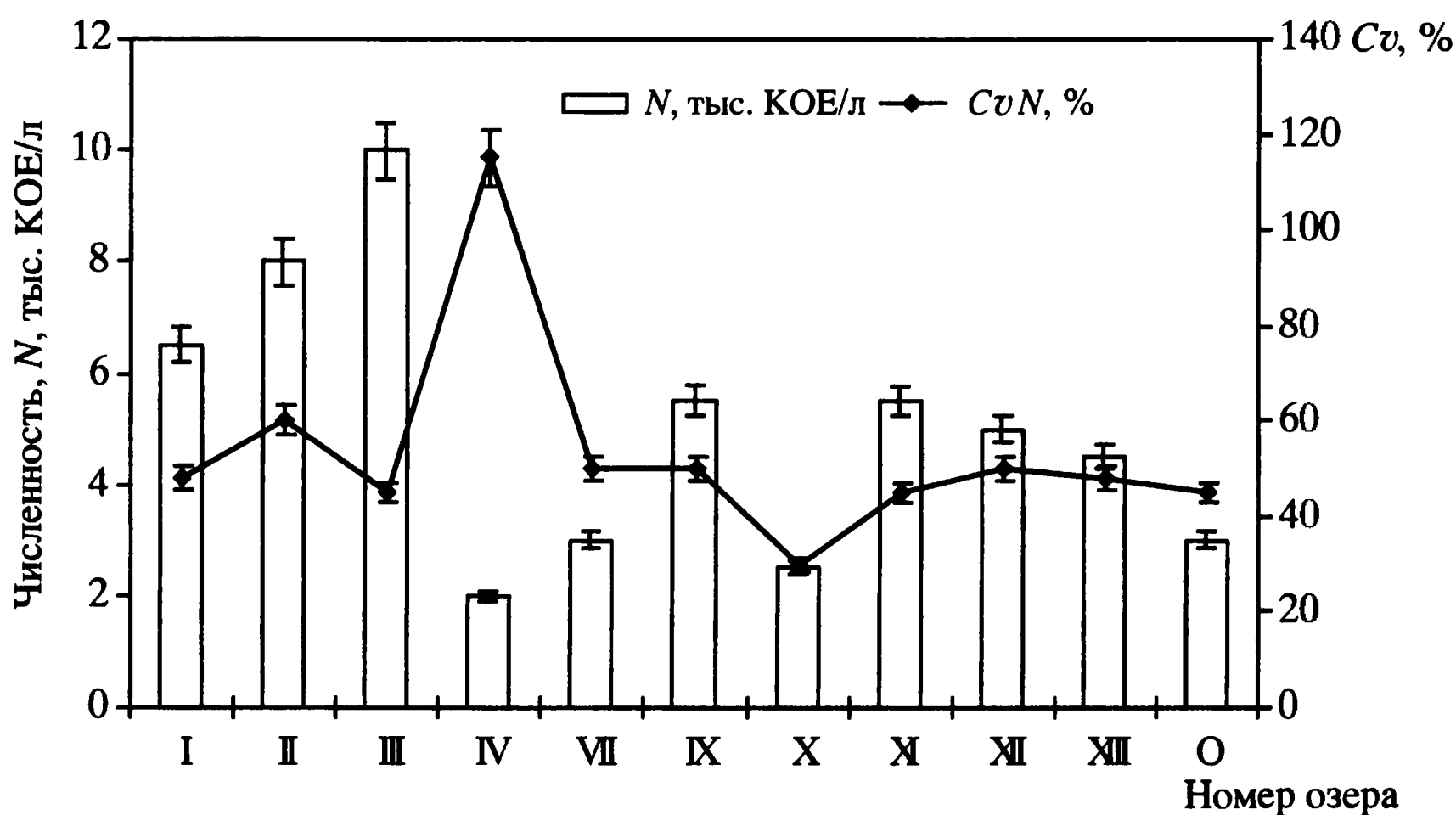


Рис. 20. Средняя численность микровицетов и значения коэффициентов ее вариации в воде Васильевских озер разного качества

Техногенная трансформация части грибных сообществ, представленной терригенными микромицетами, очень хорошо заметна в сильно загрязненных Васильевских озерах. Так, в частности, при поступлении в одно из озер (IV) свежих партий промстоков с высокими значениями рН, в которых было мало биогенных элементов и очень высокое содержание солей тяжелых металлов, происходит очень резкое подавление развития грибов. Однако через 3–4 дня в результате изменения условий среды при разбавлении водой и, вероятно, химических превращений токсикантов, численность грибов восстанавливается.

В связи с этим значения численности КОЕ грибов в этих водоемах варьируют в довольно широких пределах. Коэффициент вариации общей численности даже в обычном режиме, т.е. при отборах проб в период между сбросами стоков, был в пределах от 40 до 120 % (рис. 20).

Видовой состав грибов. *Градиент разбавления промстоков.* Качественные различия в составе микобиоты хорошо прослеживались в градиенте загрязнения волжской воды промстоками КПК г. Тольятти. Явные различия обнаружены в видовой структуре сообществ грибов на участках, загрязненных промышленными стоками и в относительно чистых биотопах. Эти различия были характерны и для воды, и для донных отложений (табл. 10).

Анализ видового состава позволяет с большой определенностью выделить две группы станций: по сходству видового состава в одну группу объединяются станции отбора проб, которые регулярно загрязняются промстоками (3 и 4), а другая объединяет относительно чистые (1 и 2). Коэффициент сходства состава микромицетов (по Серенсену) внутри групп $КС = 0.80$; тогда как между загрязненными и относительно чистыми участками различия видового состава велики (коэффициенты сходства $КС$ от 0.40 до 0.51) (табл. 11).

Участки водохранилища выше и ниже крупных городов. По данным гидрохимических анализов, в волжской воде на участках, расположенных по течению ниже городов и вблизи мест поступления промышленных и коммунальных стоков, содержание отдельных элементов тяжелых металлов (медь, цинк, хром) в 2–10 раз выше, чем на относительно чистых участках (выше городов, у станций водозабора) (Селезнев и др., 1993). Для выявления структурных различий в сообществах микромицетов на разных участках водохранилища в данной работе был применен метод селективных агентов. К питательной агаризованной среде Чапека в качестве селективных агентов добавили высокие концентрации солей цинка и меди ($Zn^{2+} - 500$ мг/л и $Cu^{2+} - 250$ мг/л).

Встречаемость микромицетов в водных биотопах разнoй степени загрязнения прoмстоками коммунально-промышленного комплекса (КПК г. Тольятти)

Вид	Станции отбора проб разнoй степени загрязнения органо-минеральными прoмстоками			
	неза- гряз- ненные	слабо загряз- ненные	сильно загряз- ненные	очень сильно загряз- нен- ные
	1	2	3	4
<i>Achlya diffusa</i> Harvey	—	—	+	—
<i>Acremonium butyri</i> (Beyma) W. Gams	—	—	+	+
<i>A. charticola</i> (Lindau) W. Gams	—	+	—	+
<i>A. roseo-griseum</i> W. Gams	—	+	+	+
<i>A. strictum</i> W. Gams	—	—	—	+
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	+	+	+	+
<i>Arthrinium phaespermum</i> (Corda) M.B. Ellis	+	—	—	—
<i>Aspergillus niger</i> Tieg	+	+	—	—
<i>A. ochraceus</i> K. Wilh.	+	+	—	—
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thorn et Church	+	+	—	—
<i>Aureobasidium pullulans</i> (d By) Arnaud	+	—	—	—
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.:Fr.	—	+	—	—
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	+	+	+	+
<i>C. herbarum</i> (Pers.:Fr.) Link	+	+	+	+
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze:Fr	—	+	—	—
<i>Epicoccum purpurascens</i> Ehrenb. ex Schlecht	—	—	—	—
<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Appel et Wollenw.	+	+	+	+
<i>Leptomit us lacteus</i> (Roth) Agardh	—	—	—	+
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	+	+	—	—
<i>Mucor</i> sp.	+	+	—	—
<i>Penicillium brevicompactum</i> Dierckx.	—	+	+	+
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+	+	+	+
<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory	+	+		
<i>P. verrucosum</i> var. <i>cyclopium</i> (Westling) Samson, Stolk et Hadlok	+	—	—	—
<i>Phoma medicaginis</i> Malbr. et Roum	—	+	—	—
<i>Pythium</i> sp.	+	+	—	—
<i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb.	+	+	—	—
<i>Rh. oryzae</i> Went et Geerl.	+	+	—	—
<i>Mycelia sterilia</i>	+	+	—	—

Оказалось, что из воды и донных отложений вблизи источников загрязнения и ниже городов грибов, резистентных к тяжелым металлам, выделяется намного больше, чем на участках, расположенных по течению выше городов (табл. 12).

Чувствительными к воздействию тяжелых металлов видами оказались представители родов *Fusarium*, *Phoma*, группы *Mycelia*

Таблица 11

Коэффициенты сходства станций (по Серенсену) на основании видового состава микромицетов

Станция отбора проб		Водозабор ВАЗа	Зона смешения	Конец канала
		1	2	3
Зона смешения	2	0.80	–	
Конец канала	3	0.40	0.42	–
Начало канала	4	0.44	0.51	0.80

Таблица 12

Доля микромицетов, устойчивых к солям тяжелых металлов, в сообществах микромицетов из разных участков водохранилища (в % общей численности)

Содержание металлов в селективной питательной среде	Выше городов	Ниже городов
Cu ²⁺ , 250 мг/л	7.4±6.9	25.8±12.4
Zn ²⁺ , 500 мг/л	44.8±20.3	70.6±18.6

sterilia. На средах с солями металлов преимущественно развивались грибы родов *Penicillium*, *Trichoderma*, *Cladosporium* и некоторые другие.

Васильевские озера. Характеристика основных интегральных параметров микобиоты приведена в табл. 9. Из нее видно, что в целом грибные сообщества в разных водоемах системы Васильевских озер по количественным и качественным параметрам характеризуются достаточно большой неоднородностью.

Кластерный анализ видового состава микромицетов озер подтвердил своеобразие микобиоты в каждом водоеме и не дал оснований к выделению групп озер, близких по этому показателю.

Большая часть грибов – сапротрофы, они участвуют в разложении мертвого органического вещества в воде и донных отложениях озер. Некоторые из обнаруженных в Васильевских озерах видов микромицетов, наряду с патогенами рыб и водных беспозвоночных – *Saprolegnia* spp., *Achlya* spp., *Phoma* spp., известны как возбудители микозов человека и животных. К ним относятся грибы из родов *Geotrichum*, *Aspergillus*. Немало кератинофильных грибов (*Chrysosporium pannorum* и *Geotrichum candidum*) выявлены в водоемах, находящихся в зоне влияния загрязнений городской свалки и шламоотвалов. Активизацию развития кератинофильных и дерматофильных грибов под воздействием коммунально-промышленных стоков, отмечалась в других работах (Ulfig, 1989; Abdel-Hafez, El-Sharouny, 1990). Многие микромице-

ты, встречающиеся в Васильевских озерах, являются возбудителями различных заболеваний растений (например, *Alternaria alternata* и др.).

Косвенным показателем видового разнообразия микромицетных комплексов являются коэффициенты радиальной скорости роста грибных колоний. Для всех озер они достаточно высоки – $Kr > 0.15$ мм/ч, что свидетельствует о явном высоком эвтрофировании исследуемых озер и значительном обогащении воды легкодоступными для грибов органическими компонентами. Несколько больший процент быстрорастущих грибов отмечался в Главном и Малом Рыбоводных озерах.

Учитывая, что все озера расположены достаточно компактно, в одной зоне, природные факторы, воздействующие на них (климатические, географические и пр.), практически не различаются, можно заключить, что высокая изменчивость по микологическому компоненту биоты связана с разноплановыми антропогенными воздействиями, включающими жидкие и твердые промышленные отходы, выбросы предприятий, рекреационное и рыбохозяйственное использование.

Известно, что в условиях техногенного пресса общая численность микроорганизмов может оставаться неизменной, поскольку элиминация одних видов может компенсироваться обильным развитием других. Это общее для многих сообществ положение получило экспериментальное подтверждение относительно грибных комплексов (Cooke, 1970; Tan, Lim, 1983, 1984; Марфенина, Мирчинк, 1988; Терехова и др., 1990; Воронин, 1992; Марфенина, 1994; Киреева и др., 2001). При этом, как отмечали Т.К. Тан и Г. Лим (Tan, Lim, 1984) в одной из ранних работ, посвященных экологическому анализу структуры грибных сообществ, подобная перестройка комплекса микромицетов может происходить только до определенного предела. При очень сильном загрязнении все же, как правило, наблюдаются ингибирование развития большинства грибов и уменьшение их численности.

Показатель видового разнообразия отмечается многими авторами как более информативный при характеристике нарушенности экосистем. Однако в условиях антропогенной нагрузки не всегда происходит снижение разнообразия. Упрощение видовой структуры, например микобиоты почв, характерно для высоких уровней загрязнений (Марфенина, 1994). В то же время хорошо известно, что активация техногенными факторами развития минорных видов, элиминация в неблагоприятных условиях видов конкурентноспособных в «норме», может приводить к повышению биоразнообразия сообществ разных организмов (Максимов, 2004).

2.2.3. Виды-биоиндикаторы

Примечательно, что в систему оценки сапробности воды по Сладечеку включены терригенные виды грибов – биоиндикаторы мезосапробности (*Fusarium erismoides* и *Mucor racemosus*) (Sladeček, 1973). В других работах к индикаторам антропогенного загрязнения донных отложений причислены кератинофильные и дерматофильные виды (*Trichophyton terrestre*, *T. ajelloi*, *Microsporum gypseum*, *Chrysosporium pannorum*) (Ulfig, 1990, 1989; Abdel-Hafez, El-Sharouny, 1990).

По результатам наших наблюдений, к биоиндикаторам полисапробности водоемов следует отнести виды рода *Phoma* (в частности, *Phoma glomerata* и *Ph. herbarum*). Это реальные и потенциальные патогены рыб, дающие массовое развитие в загрязненных коммунально-промышленными стоками водах. Неоднородность развития именно этих микромицетов составила основу различий гидромикобиоты на участках выше и ниже по течению реки Чапаевки. Как и при интенсивном загрязнении Приплотинного плёса в результате аварии на очистных сооружениях ВАЗа (Терехова и др., 1991), на участках ниже г. Чапаевска, т.е. с высоким уровнем техногенного загрязнения, отмечалось массовое развитие видов *Phoma glomerata* и *Ph. herbarum* (Терехова, Швед, 1992).

Другими авторами, исследовавшими, в частности, состояние гидробионтов после загрязнения Рыбинского водохранилища сточными водами коксохимического производства Череповецкого металлургического комбината, также отмечалось возрастание частоты встречаемости микромицетов *Phoma herbarum* наряду с сапролегниевыми грибами и дрожжами (*Candida* spp., *Metschnikovia* spp.), преобладающими в биотопах с повышенным содержанием углеводов (Шишинашвили, Флеров, 1991).

Таким образом, есть основания считать, что виды терригенных грибов *Phoma glomerata* и *Ph. herbarum* наряду с оомицетами *Rytium ultinum*, *Leptomitus lacteus*, являются биоиндикаторами полисапробности воды.

В целом микологический анализ водоемов показывает, что при умеренном загрязнении озер, рек, водохранилищ наиболее четко различия в качестве воды заметны по видовому составу, обилию и частоте встречаемости отдельных видов микромицетов. Общая численность микромицетов резко меняется в условиях крайне сильного техногенного воздействия (при аварийных выбросах коммунально-промышленных сточных вод, сбросах отработанных недоочищенных вод химических производств и т.п.).

2.3. Изучение структурно-функциональной организации сообществ микромицетов в почвах

Основные этапы в развитии экологии микобиоты почв. Началом оформления почвенной микологии как самостоятельной науки считают публикации результатов работы С. Ваксмана (1916–1917 гг.). Уже в них на основании изучения состава грибов различных почв было показано наличие определенного и постоянного набора видов, характерного для определенных почвенных условий. При этом набор видов одних почв отличался от набора видов в других почвах наряду с некоторыми общими видами для всех почв (Мирчинк, 1988).

Длительный период (примерно до начала 50-х годов) изучение почвенных грибов проводилось в отрыве от анализа взаимосвязи с экологическими факторами. С публикации И.Х. Варкупа (1951, цит. по: Мирчинк, 1988), в которой впервые автор связал изменение состава грибов с направленностью почвообразовательного процесса началась эпоха экологических работ в почвенной микологии. И.Х. Варкупу удалось выявить ряд очень важных закономерностей в распределении грибов в связи с динамикой подзолообразования, которые нашли подтверждение и дальнейшее развитие в более поздних работах других авторов. В ходе анализа микобиоты на различных стадиях оподзоливания им было установлено, что насыщенность почв грибами в большой мере зависит от содержания карбоната кальция и рН среды. Почвы с крайними значениями рН бедны грибами, а из почв с нейтральными значениями рН выделяется наибольшее количество грибов, при этом эти биотопы характеризуются и большим грибным разнообразием. Появление отдельных видов микромицетов (*Fusarium sambucinum*, *Penicillium luteum* и др.) индицирует щелочность среды обитания, а ряд других (*Penicillium janthinellum*, *P. frequentans*, *P. terlikowskii*, *Mortierella ramanniana*) характерны только для подзолообразовательных процессов в почвах.

Дальнейшее совершенствование методических приемов и появление разнообразных подходов способствовали выявлению целого ряда новых биогеоценотических закономерностей в структурно-функциональной организации грибных сообществ в почвах.

Задолго до появления терминов и индексов син- и аутэкологии в почвенной микологии были охарактеризованы многие аспекты, касающиеся как взаимодействия видов внутри грибных сообществ (синэкологические), так и влияния различных внеш-

них абиотических факторов (аутэкологические) на структуру микобиоты.

Этапным моментом в развитии экологии грибов можно назвать внедрение Е.Н. Мишустинным (1975) географического подхода в исследования микробиоты почв. Изучая микробные сообщества из разных природно-климатических условий, автор показал, что в соответствии с законом географической зональности грибные организмы из разных широт по физиологическим особенностям существенно различаются между собой. Эти различия проявляются в потребности в источниках углеродного питания, в отношении к содержанию кислорода, в реакции на изменение температуры, кислотности, влажности. «Все это говорит о том, что факторы внешней среды должны сказываться на распространении грибов» (Мишустин, 1975).

Позднее последовал целый ряд исследований по изучению распространения грибов в различных географических зонах и типах почв. Существенный вклад в развитие экологии почвенных микромицетов внесли работы Т.П. Сизовой, А.Г. Романковой, Т.П. Супрун, Т.Г. Мирчинк, Н.Н. Ждановой. На созданной ими теоретической и методической основе получили успешное продолжение многоплановые экологические исследования грибных сообществ как в ненарушенных, так и в антропогенно преобразованных биогеоценозах. Широко известны работы почвенных микологов – А. Лугаускаса, Х. Оразова, О. Марфениной, Л. Великанова, Г. Евдокимовой, С. Озерской, Е. Бабьевой, Э. Киреевой, Н. Ананьевой, Н. Лебедевой, И. Кирцидели, Ф. Хабибуллиной и других, в которых с привлечением современных индексов охарактеризовано биоразнообразие микобиоты почв в разных регионах России и стран СНГ, представлены данные о трансформации грибных сообществ под влиянием удобрений, тяжелых металлов, нефтяного загрязнения в зональных типах почв, отражены важные географические закономерности в распределении грибов.

В настоящее время известно об определенной приуроченности некоторых систематических групп и видов к определенным географическим регионам. Много подтверждений имеет установленная повышенная частота встречаемости грибов рода *Aspergillus* в почвах южной зоны. При продвижении на север (к зоне подзолистых почв) они заменяются грибами родов *Penicillium* и *Mucor*. Одни авторы отмечали, что грибы рода *Penicillium* составляют около 90% общего количества грибов подзолистых почв и наиболее обильно представлены секции *Asymmetrica* и *Monoverticillata*. В других работах отмечается тенденция преобладания грибов рода *Penicillium* секции *Asymmetrica*

в более северных районах распространения, а секции *Monoverticillata* – в южных (Камышко, 1962).

При изучении грибов в верховых торфяных болотных почвах было отмечено преобладание родов *Penicillium* и *Mucor* и сделан вывод о том, что грибы верхового болота представлены сообществами почвенных грибов, имеющими большие сходства с микробиотой северных кислых почв, для которых также характерно обилие грибов этих родов. Наиболее богат грибами верхний слой торфяной залежи, типичными для него являются грибы родов *Dematium*, *Cladosporium* и *Macrosporium* (Микробные ценозы..., 1983).

Наряду с зонально-географическим подходом другим не менее важным событием в развитии почвенно-экологических исследований грибов была формулировка вертикально-ярусного подхода, ставшего в последние годы весьма популярным (Звягинцев и др., 1993, 1994, 2002).

Для наземных экосистем основным фактором, определяющим вертикальное распределение микроорганизмов, является характер субстрата. Установлено, что при переходе от наземного к наземному ярусу происходит увеличение концентрации микроорганизмов в ряду: зеленые части растений – отмирающие части – опад – подстилка (Звягинцев и др., 1993, 1994). Смена видов грибов по мере перехода от наземных ярусов к почвенному фактически отражает сукцессию по мере разложения растительного опада. Этому экологическому аспекту, связанному с изучением грибных сукцессий в почвах и подстилках, посвящено много трудов, среди них работы Мирчинк, Дёмкиной, 1977; Озерской, Мирчинк, 1981; Озерской и др., 1981; Берга (Berg, 1982); Звягинцева и др., 1993; Тереховой и др., 1998; Головченко и др., 1999; и др.

Важное место в выявление сукцессионных закономерностей занимают работы, посвященные взаимоотношениям высших и низших грибов, оценке вклада каждой из этих групп в разложение органического вещества. В настоящее время имеется целый ряд исследований, показавших, что разложение стойких лигноцеллюлозных соединений в природе реализуется главным образом базидиальными и сумчатыми грибами. Особенностью деструктурирующих грибов, определяющей их роль в процессах разрушения древесины, является обладание специфическими ферментами, воздействующими на сложный лигноцеллюлозный комплекс. На всех фазах разложения древесины со сменой видов высших грибов идет и смена сопутствующих видов низших (Частухин, Николаевская, 1969). Исследование взаимного влия-

ния представителей высших базидиомицетов и микромицетов, постоянно присутствующих на гниющих растительных остатках (грибы родов *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Haplographium* и др.), представляет большой интерес (Сидорова, Великанов, 1997; Терехова, Семенова, 2004; и др.) не только с позиции выявления регуляторного механизма в конвейерном процессе грибной утилизации растительных остатков, но и для более глубокого понимания функционирования почвенной системы в целом.

Итак, резюмируя сложившиеся на основе названных подходов и направлений почвенно-экологических исследований представления об экологической роли микроскопических грибов в функционировании почв, следует отметить, что почвенные грибы представляют самую многовидовую группу организмов, участвующую в минерализации органических остатков растений и животных и в образовании почвенного гумуса. Грибы синтезируют и выделяют во внешнюю среду разнообразные гидролитические ферменты, расщепляющие любые органические субстраты вплоть до лигнина. Многие почвенные грибы образуют темноокрашенный мицелий, синтезируя и аккумулируя меланиноподобные пигменты, которые после отмирания и лизиса мицелия накапливаются в почве в составе почвенного гумуса (Бабьева, Зенова, 1989). Грибы образуют и выделяют в среду органические кислоты, что способствует растворению труднодоступных фосфатов, влияет на обогащение растений фосфором и другими элементами, которые извлекаются из минералов. Кроме того, грибами создаются большие запасы биомассы, содержащей высокие концентрации калия, серы, фосфора и др. Одновременно почвенные грибы являются важнейшими компонентами пищевых цепей наземных экосистем. В каждом типе почв формируется характерное сообщество микроскопических грибов, которое находится в постоянном развитии, изменяясь во времени и пространстве. Изучение закономерных изменений почвенной микобиоты в различных экологических условиях важно как для прогноза динамики питательных веществ, так и для стабильности экосистем в целом.

Сравнительные исследования сообществ микромицетов в водных и почвенных условиях ранее не проводились. Между тем, основные методические приемы являются едиными при изучении микромицетов как в почвенных, так и в водных экосистемах, что позволяет сопоставить количественные и качественные характеристики грибных сообществ в воде и почве.

Результаты предшествующих исследований, дополненные нашими данными, полученными в ходе изучения сообществ мик-

ромицетов в водных и почвенных биотопах, позволили сформулировать ряд закономерностей, которые характеризуют специфические различия в структуре грибных комплексов в водных и почвенных экосистемах.

Главное из них заключается в особенностях пространственного (вертикального или профильного) распределении терригенных микромицетов. Как показано в работе (раздел 2.1), структура грибных сообществ в водной толще характеризуется большой пространственной мозаичностью, вариабельностью и динамичностью. В почве как «естественно-историческом теле» плотность заселения грибами разных слоев, от подстилки до минеральных горизонтов, сопряжена с формированием почвенного профиля в результате постоянно протекающих процессов минерализации органического вещества. Стратификация органического вещества по профилю четко выражена. В определенном соответствии с этим распределяются по органогенным и минеральным почвенным горизонтам и грибы.

В качестве иллюстрации этого положения в данном разделе работы будут рассмотрены некоторые примеры, характеризующие общие закономерности в структуре сообществ почвенных микромицетов, а также ряд специфических особенностей, которые могут служить биоиндикационными признаками для выявления различий в условиях местообитания.

2.3.1. Профильное распределение и сезонная динамика микромицетов в ненарушенных почвах южнотаежных биогеоценозов

Хорошим объектом для сопряженных исследований структурной и функциональной организации микобиоты в разных типах почв одной природно-климатической зоны является территория Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, Тверская область).

Среди большого разнообразия почв для проведения комплексных исследований сотрудниками лаборатории экологических функций выделены наиболее распространенные на исследуемой территории почвы, которые отнесены Г.В. Добровольским и С.Я. Трофимовым (1996) к основным (или модальным).

Наиболее подробно в работе исследованы торфяно-глеевая (ТГ), белоподзолистая (БП), бурозем (Б), дерново-палеоподзолистая (ДПП), торфяная низинная (ТН) почвы. На пробных площадках весной, летом и осенью отбирались и анализировались

образцы подстилки и почвенные горизонты. Выделение и учет микромицетов осуществлялись стандартными микологическими методами (Методы экспериментальной..., 1982).

Представлялось целесообразным проводить анализ профильного распределения грибов и сезонной динамики основных син-экологических показателей в связи с содержанием и скоростью минерализации органического вещества.

Особенности морфологического строения почв, приуроченность к определенным элементам рельефа, различия в гидрологическом режиме, физических и химических свойствах, в том числе и многократная вариабельность общих запасов углерода (Трофимов, 1998; Дорофеева, 2000), обусловили определенные различия в структуре микромицетных сообществ в почвах этого ряда (Структурно-функциональная роль почвы в функционировании таежных экосистем, 2002). Вместе с тем выраженная стратификация в профильном распределении органического вещества и строгая организованность природного «конвейера» по переработке растительных остатков, определили ряд сходных черт и общих закономерностей в распределении грибов в почвах разных типов.

Общая численность. Общая численность грибов в большей степени зависела от сезона, чем от типа почвы. Максимум развития грибов во всех исследованных биотопах отмечен в весенний период, при этом наиболее обильное развитие грибов характерно для верхних горизонтов подстилок, где численность микромицетов достигала миллионов КОЕ/г субстрата. При исследовании образцов в засушливые периоды во всех почвах было зарегистрировано резкое (на 1–2 порядка) снижение численности микроскопических грибов по сравнению с более влажными сезонами.

Средняя численность колониеобразующих единиц микромицетов в подстилках и гумусово-аккумулятивных горизонтах исследуемых почв составляла в большинстве случаев сотни тысяч КОЕ/г подстилки или почвы, а в иллювиальных горизонтах и подстилающей породе была на порядок ниже. Пределы колебания численности в исследованных образцах – 20–3800 тыс. КОЕ/г. Численность микромицетов в минеральных горизонтах составляла 100–830 тыс. КОЕ/г и плавно снижалась с глубиной.

Видовой состав. Анализ таксономической структуры микромицетных комплексов показал, что почвы исследуемых биогеоценозов характеризуются довольно широкими видовыми спек-

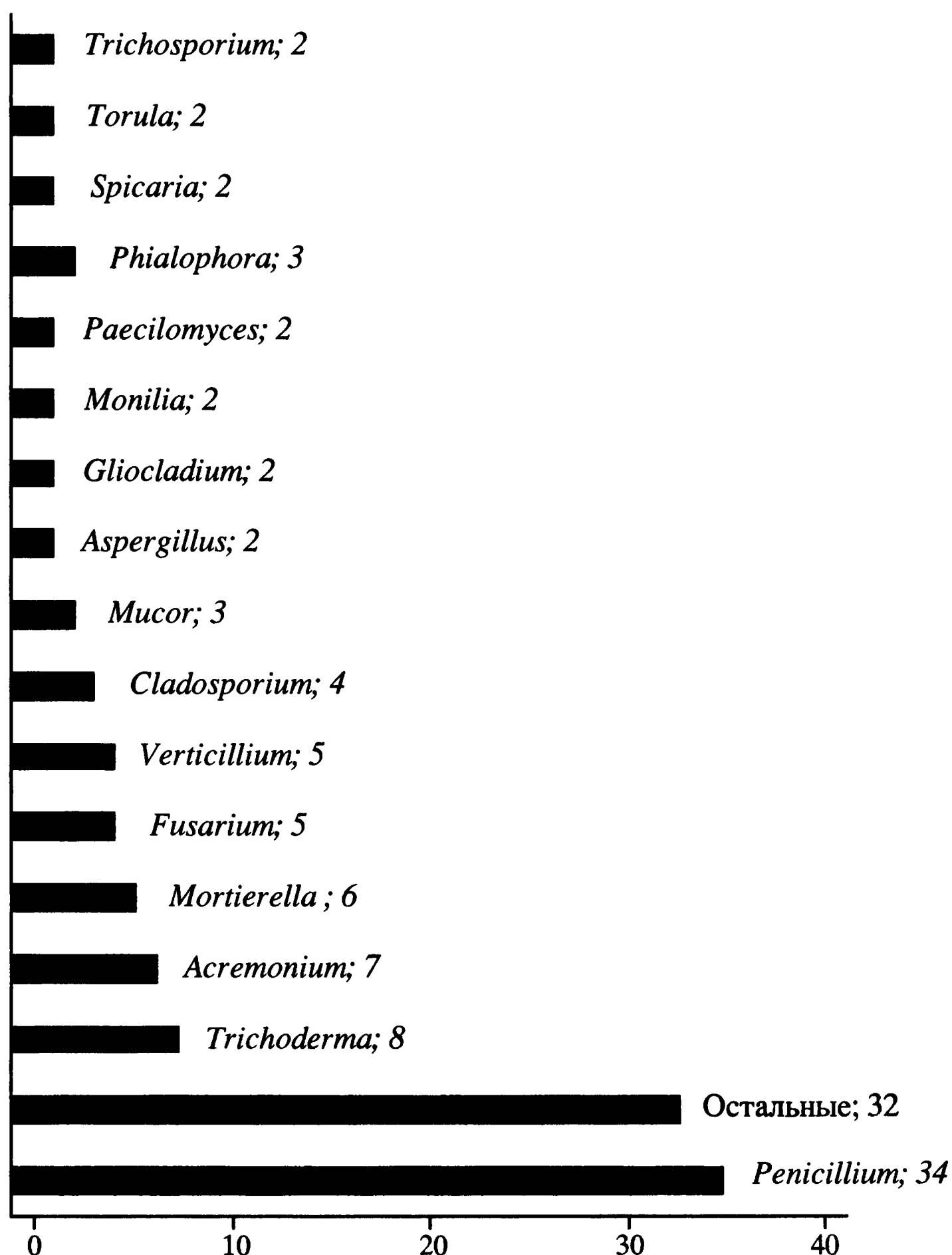


Рис. 21. Соотношение числа видов основных родов микромицетов в почвах ЦЛГПБЗ

рами. В результате многолетних наблюдений был составлен список, включающий 187 наименований микромицетов, отнесенных к 47 родам. Основные роды почвообитающих грибов представлены различным количеством видов – от одного до тридцати. Процентное соотношение видов отдельных родов представлено на рис. 21.

Подавляющая часть видов – типичные сапротрофы из отдела *Deuteromycota*. Наиболее представительная их часть относится к светлоокрашенным микромицетам из родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Paecilomyces*, *Trichoderma*. Меланизированные

темноокрашенные формы представлены в основном видами родов *Alternaria*, *Cladosporium*. Помимо указанных были также выявлены представители отделов *Zygomycota* (порядок *Mucorales*), *Ascomycota* и единичные колонии грибов из отдела *Basidiomycota*. С достаточно высокой частотой выделялись темноокрашенные и бесцветные стерильные колонии представителей группы *Mycelia sterilia*.

Существенным образом менялось распределение числа видов по профилю исследуемых почв. Индексы видового богатства в зависимости от почвенного горизонта изменялись в широких пределах (от 0.16 до 12.8). Высокие их значения относились к верхним слоям подстилок (*L* и *F*), низкие – к минеральным горизонтам (Терехова и др., 1999).

Хорошо выражены различия по индексам видового богатства между разными типами почв. Наибольшее количество видов было выделено из бурозема (70), несколько меньшее (67) – из белоподзолистой почвы, минимальное (24) – из торфяно-глеевой почвы.

Видовое богатство и общая численность КОЕ изменялись по сезонам, это особенно заметно в почвах под богатым разнообразным растительным покровом (Б и ДП) (рис. 22). Во всех биогеоценозах максимальное количество видов было выявлено осенью, что обусловлено дополнительным поступлением в подстилку эпифитных грибов со свежим растительным опадом. Самые низкие показатели видового богатства были отмечены в летний (сухой) период, что, очевидно, связано с недостаточной влажностью почвенных горизонтов, лимитирующей развитие грибов. Это характерное явление наблюдается в почвах практически всех типов (Мирчинк, 1988).

Особенностью видового распределения грибов является приуроченность к определенным условиям обитания микромицетов со специфическими потребностями в питании. Особого внимания заслуживает видовой состав микромицетов в дерново-палевоподзолистой почве, сформированной на карбонатной породе и богатой азотными соединениями. Только из этой почвы выделялись в качестве специфических обитателей виды рода *Fusarium* (*F. stilboides*, *F. lateritium*, *F. expansum*), приуроченные к богатым органическим веществом почвам.

Согласно полученным данным (Терехова и др., 1998, 1999), в рассматриваемом ряду с продвижением от более кислых к менее кислым почвам (от ТГ до ТН) происходит постепенное возрастание коэффициентов видового разнообразия микромицетов (рис. 23). Это явление наблюдалось во все сезоны, но наибо-

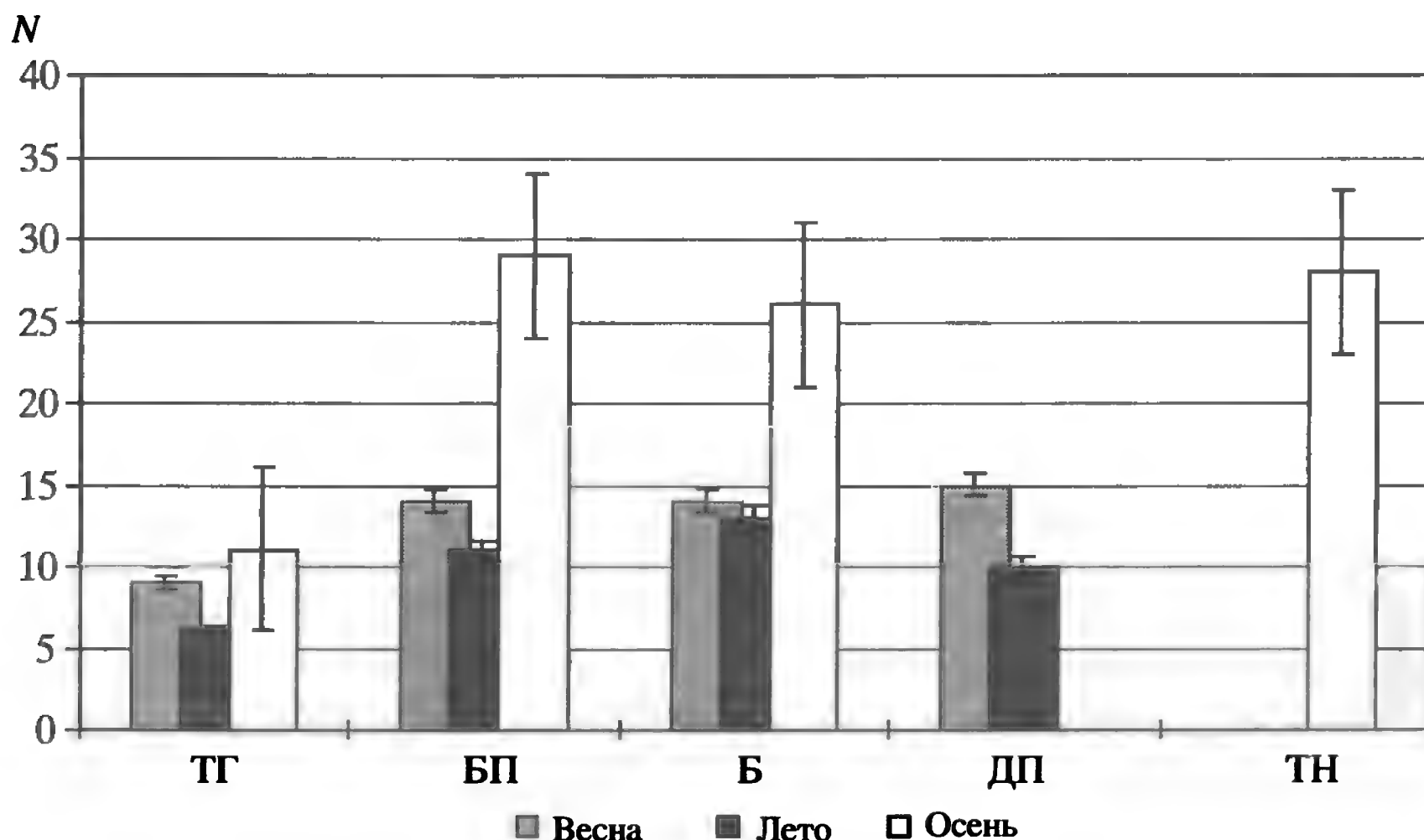


Рис. 22. Сезонная динамика среднего числа видов (N_{sp}) микромицетов в разных типах почв ЦЛГПБЗ

лее выражено было летом (коэффициент детерминации $R^2 = 0.995$).

Микобиотические сообщества разных почв имели невысокие индексы сходства. Так, коэффициенты Серенсена для наиболее сходных пар бурозем–белоподзолистая почва и дерново-палево-подзолистая–низинная торфяная почвы, равны 0.51 и 0.45 соответственно (табл. 13).

Кинетическое описание структуры микобиоты подтвердило функциональное своеобразие грибных сообществ в разных почвах: соотношение медленно- и быстрорастущих микромицетов значительно различалось. Доля быстрорастущих грибов существенно возрастала в весенний период в бурозем и дерново-подзолистой почве, что, возможно, связано с более активными процессами разложения опада с высоким содержанием остатков неморальных видов растений (Трофимов, 1998).

Деструкционная активность (скорость минерализации органического вещества). Скорость деструкции грибами органического вещества зависит главным образом от состава субстрата, что показано при внесении одних и тех же микромицетов в подстилки белоподзолистой почвы и бурозема. В подстилке бурозема коэффициент минерализации был гораздо выше ($K_m = 0.131\% C_{org}/сут$), чем в подстилке белоподзолистой почвы ($K_m = 0.107\% C_{org}/сут$).

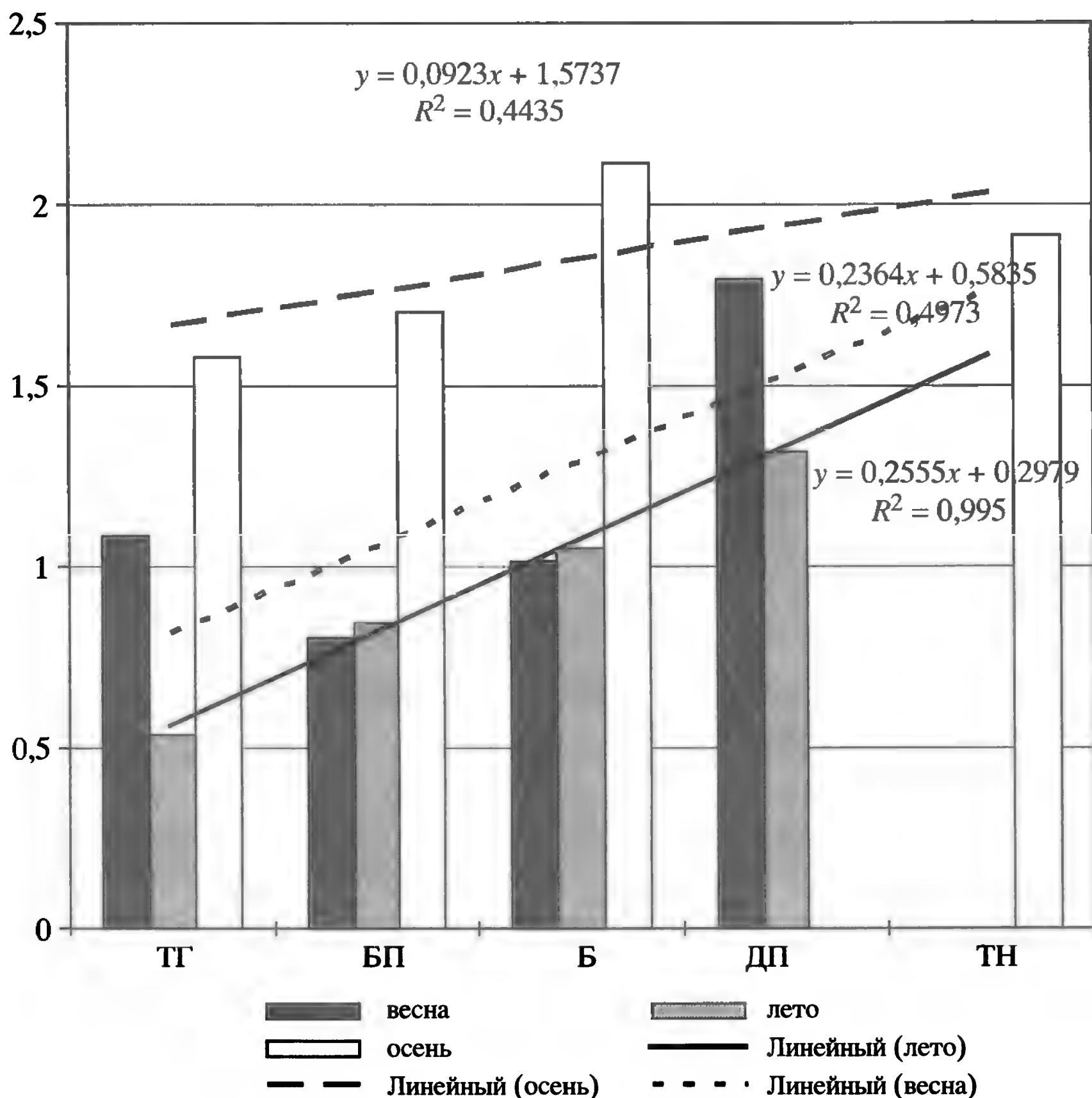


Рис. 23. Сезонная динамика индекса Шеннона (H) в почвах разных типов

Превышение составило более 18%. Согласно опубликованным данным, органическое вещество в буроземе характеризуется как лабильное, тогда как в белоподзолистой почве больше соединений, устойчивых к разложению (Добровольский и др., 1999; Дорофеева, 2000).

Связь между видовым разнообразием и интенсивностью процессов минерализации органического вещества очень сложна. Об этом свидетельствуют как расчет коэффициентов корреляции на основе индексов разнообразия и минерализации органического вещества в нативных почвах, так и результаты лабораторного эксперимента с интродукцией чистых культур грибов в стерильные почвы. Высокие значения коэффициентов корреляции

Сходство сообществ микромицетов (по Серенсену) в ненарушенных почвах разных типов (ЦЛГПБЗ)

Почва	Условные индексы почв	ТГ	БП	Б	ДПП
Торфяно-глеевая	ТГ	–	–	–	–
Белоподзолистая	БП	0.27	–	–	–
Бурозем	Б	0.29	0.51	–	–
Дерново-палевоподзолистая	ДПП	0.29	0.37	0.27	
Низинная торфяная	НТ	0.26	0.37	0.27	0.45

между видовым разнообразием микромицетов (индекс Шеннона) и скоростью минерализации органического вещества (K_m) отмечены в нижних горизонтах подстилок (F и H) в летний период. В верхнем горизонте подстилки (L), где активность микроорганизмов в наибольшей степени зависит от внешних воздействий, корреляция была минимальной (табл. 14) (Терехова и др., 1999). Весной и осенью высокая корреляция была характерна лишь для F -слоя.

Морфобиологическая структура биомассы. Как правило, между показателями численности колониеобразующих грибов (КОЕ) и объема грибной биомассы наблюдается прямая положительная корреляция. Это явление было характерно для всех типов почв и горизонтов, за исключением торфяно-низинной почвы, расположенной в прирусловой части р. Межи на территории заповедника.

Специфические особенности морфобиологической структуры биомассы грибов в этом типе почв заключались в следующем. На основании численности грибных пропагул (КОЕ), учтенных методом посева на агаре Чапека, эта почва, согласно классификации Д.Г. Звягинцева (1986), может быть отнесена к умеренно и даже в отдельные сезоны к обильно заселенной грибами – 200–2800 тыс. КОЕ/г сухой почвы. В то же время при прямом учете микробной биомассы, проведенном методом люминесцентной микроскопии, она характеризовалась очень низким содержанием грибного мицелия. В одни и те же сроки исследуемая почва содержала минимальное количество мицелиальной биомассы – 91 г/м² против 700–900 г/м² на других участках заповедника (Терехова и др., 2001).

Таблица 14

Коэффициенты корреляции между видовым разнообразием микромицетов (индекс Шеннона) и скоростью минерализации органического вещества (K_m) в подстилках исследуемых почв

Слой подстилки	Весна	Лето	Осень
<i>L</i>	0.68	0.07	0.20
<i>F</i>	0.78	0.86	0.61
<i>H</i>	0.41	0.89	0.23

Выявленные особенности в морфобиологической структуре микобиты изученного местообитания дают основания заключить, что в почве заповедника по берегам реки Межи обилие грибного мицелия в значительной степени контролируется беспозвоночными животными.

Расположение в долине реки с проточным увлажне-

нием, а также специфическая растительность с обильным опадом создают довольно благоприятные условия для развития животных. Животный мир представлен чрезвычайно многочисленным и многовидовым сообществом беспозвоночных. Биомасса мезофауны составляет более 12 г/м² в верхнем (10 см) слое почв. Комплекс почвенных животных содержит немалое число видов, потребляющих грибы (Рахлеева, Седова, 2002).

Активное развитие микофагов сопровождается потреблением мицелиальной биомассы, вследствие чего прямое микроскопирование показало низкое содержание грибов. Число же грибных пропагул (кусочков гиф или спор), образующих колонии на питательной среде, может при участии животных увеличиваться в результате фрагментирования мицелия, что отразилось в данном случае на увеличении числа КОЕ.

Видовая структура грибов в низинной торфяной почве характеризуется относительно высоким разнообразием. При этом, как правило, в верхних горизонтах насчитывается более двух десятков видов микромицетов. В ходе сезонной сукцессии видов не выявлено каких-то специфических отклонений от закономерностей, описанных для других типов почв. Так, в весенний и летний периоды в верхних горизонтах встречаются грибы из родов *Penicillium* (*P. thomii*, *P. spinulosum*, *P. godlewskii* и др.), *Trichoderma* (*T. polysporum* и др.), для нижележащих горизонтов характерны *Chrysosporium pannorum*, *Cladosporium cladosporioides*, *Paecilomyces carneus*, *Mortierella ramanniana* и некоторые другие микромицеты. Осенью характерно обильное развитие *A. pullulans* и *C. cladosporioides*, в более глубоких горизонтах часто встречаются представители *Phialophora*.

2.3.2. Особенности микобиоты торфяников разной трофности (верховых и низинных)

Структурно-функциональная организация микромицетных сообществ в торфяниках зависит от типа питания. В работе показаны различия в *профильном распределении грибов в южнотаежных торфяниках с разным типом подтопления (верховые и низинные)*. Для верхового торфяника было характерно более резкое падение численности, где уже из образцов с глубины 50 см типичные для сапротрофного комплекса грибы не выделялись (табл. 15) (Терехова и др., 1999).

Торфяники разной трофности существенно различались по составу и относительному обилию видов грибов. По нашим данным, число видов в НТ более чем в пять раз превосходило число

Таблица 15

Распределение численности грибных пропагул (N) по профилю торфяно-болотных почв низинного (НТ) и верхового (ВТ) типов заболачивания

НТ		ВТ	
глубина взятия образца, см	N (тыс. КОЕ/г возд.-сух. образца)	глубина взятия образца, см	N (тыс. КОЕ/г возд.-сух. образца)
0–2	$\frac{83.7 - 123.5^*}{104.80}$	0–12	$\frac{8.9 - 19.1}{15.52}$
2–10	$\frac{73.3 - 171.0}{127.26}$	25–35	$\frac{1.25 - 1.9}{1.44}$
10–20	$\frac{20.7 - 29.0}{26.10}$	70–80	$\frac{0 - 0.78}{0.26}$
42–50	$\frac{4.7 - 28.2}{18.79}$	110–115	0
57–67	$\frac{101.9 - 194.5}{163.03}$	165–171	0
93–100	$\frac{18.0 - 60.0}{29.84}$	210–215	0
223–228	0	258–263	0
300–325	0	356–361	$\frac{0 - 0.09}{0.03}$
450–470	0	410–415	0
		525–530	$\frac{0 - 3.6}{1.20}$

* Числитель – пределы колебаний, знаменатель – среднее.

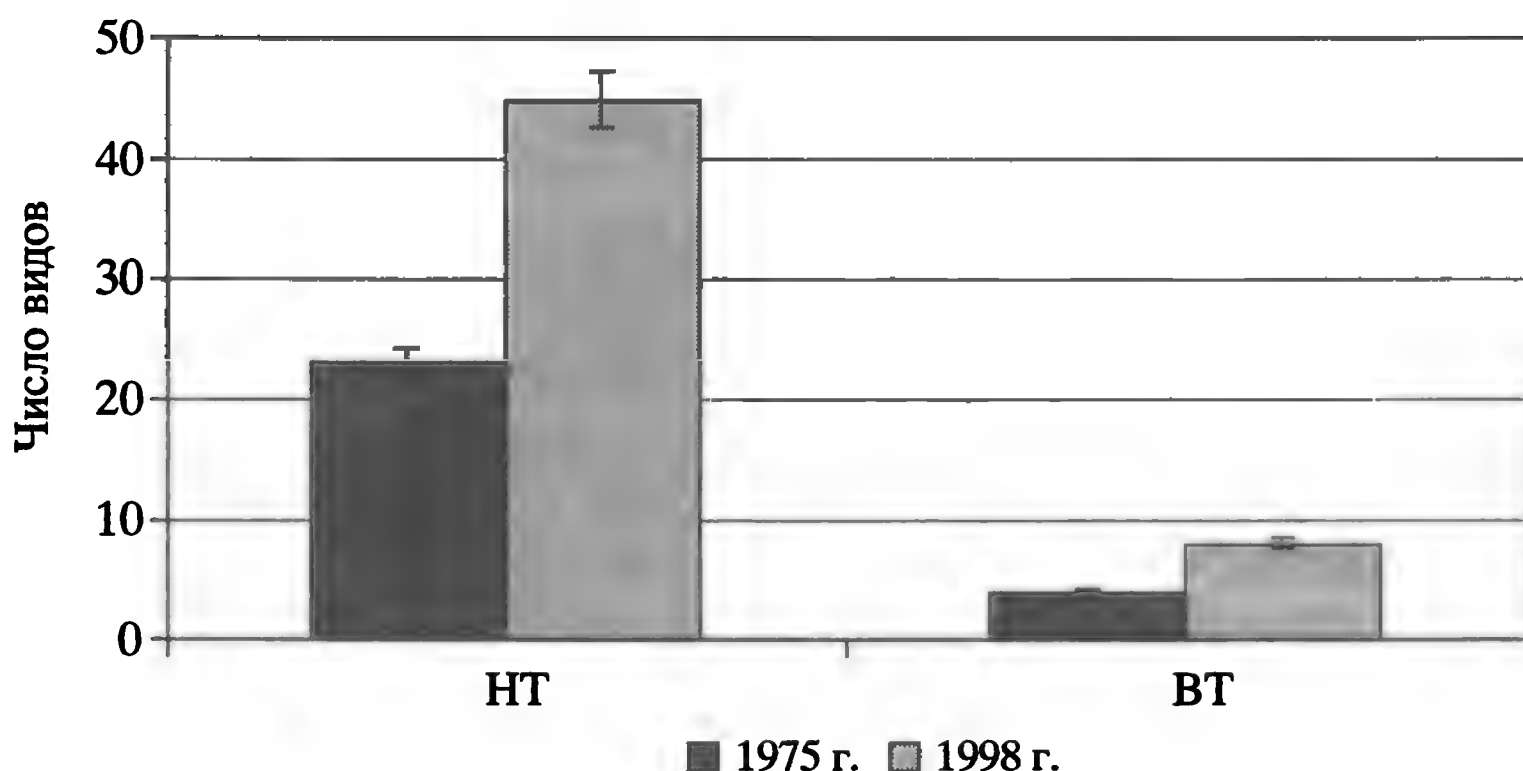


Рис. 24. Число видов микромицетов в низинном (НТ) и верховом (ВТ) торфяниках в разные годы

видов ВТ (рис. 24). Примерно такие же различия наблюдались в этих биотопах в более ранних исследованиях (Смагина, 1975). Наибольшим разнообразием микромицетов характеризовался низинный торфяник, что подтверждено значениями индексов Шеннона и Пиелу.

Коэффициенты таксономического (родового) сходства по Серенсену между грибными сообществами торфяников двух типов довольно низкие ($КС = 0.25$).

2.3.3. Микобиота верховых торфяников разных природно-климатических зон

Торфяные почвы характеризуются как интразональные. Вместе с тем по целому ряду микобиотических показателей выявлены различия, обусловленные географическим положением этих почв в подзонах северной и южной тайги (Тропина et al., 2003; Терехова и др., 2004).

В работе были исследованы микромицетные сообщества охраняемых почв, расположенных в разных географических зонах: на севере – на территории Национального парка (НП) «Югыд Ва», республика Коми, и в средней полосе России – на территории Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ), Тверская область.

Образцы для микологического анализа отбирались в гидроморфных почвах (верховые торфяные) и для сравнения в автоморфных почвах.

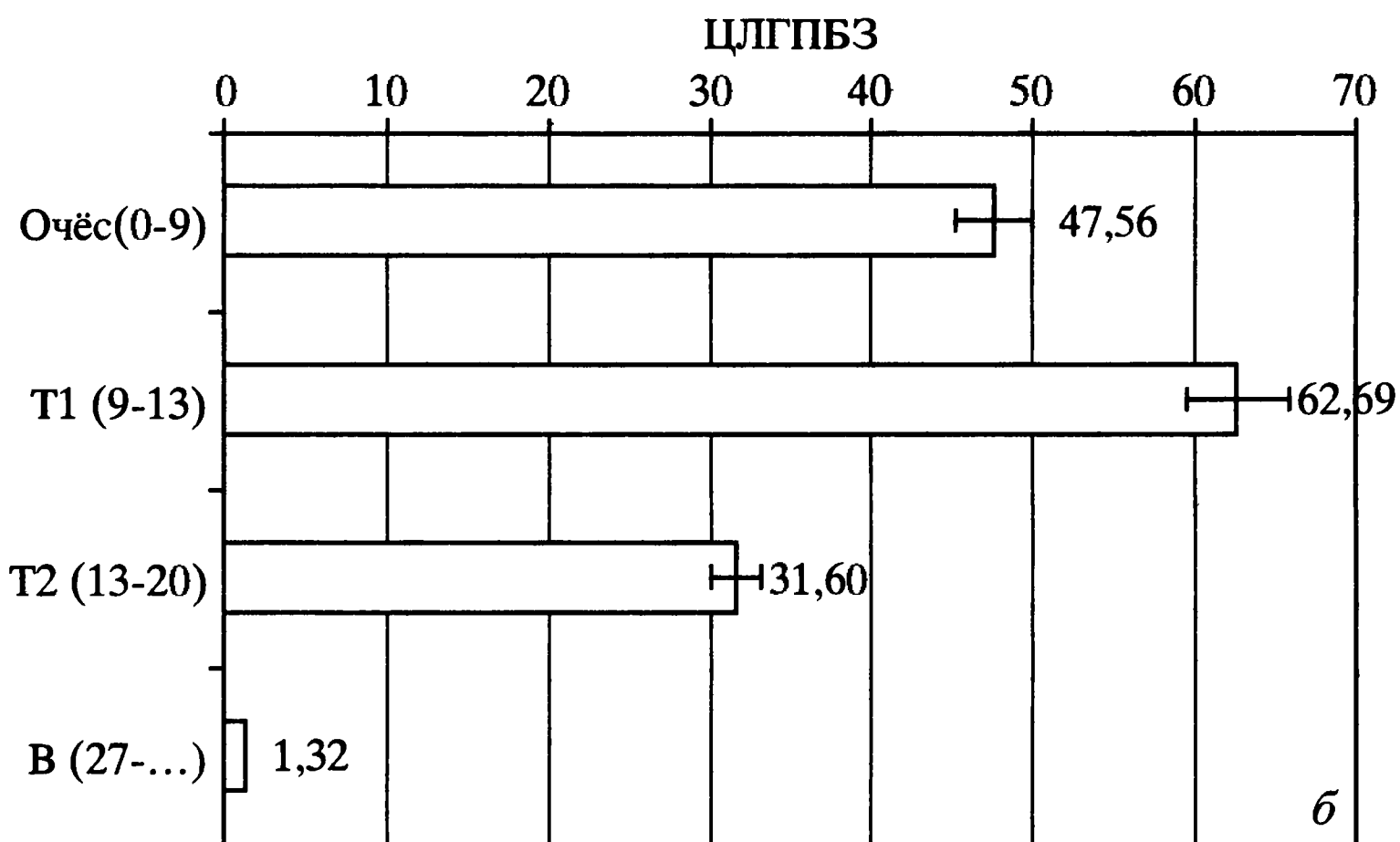
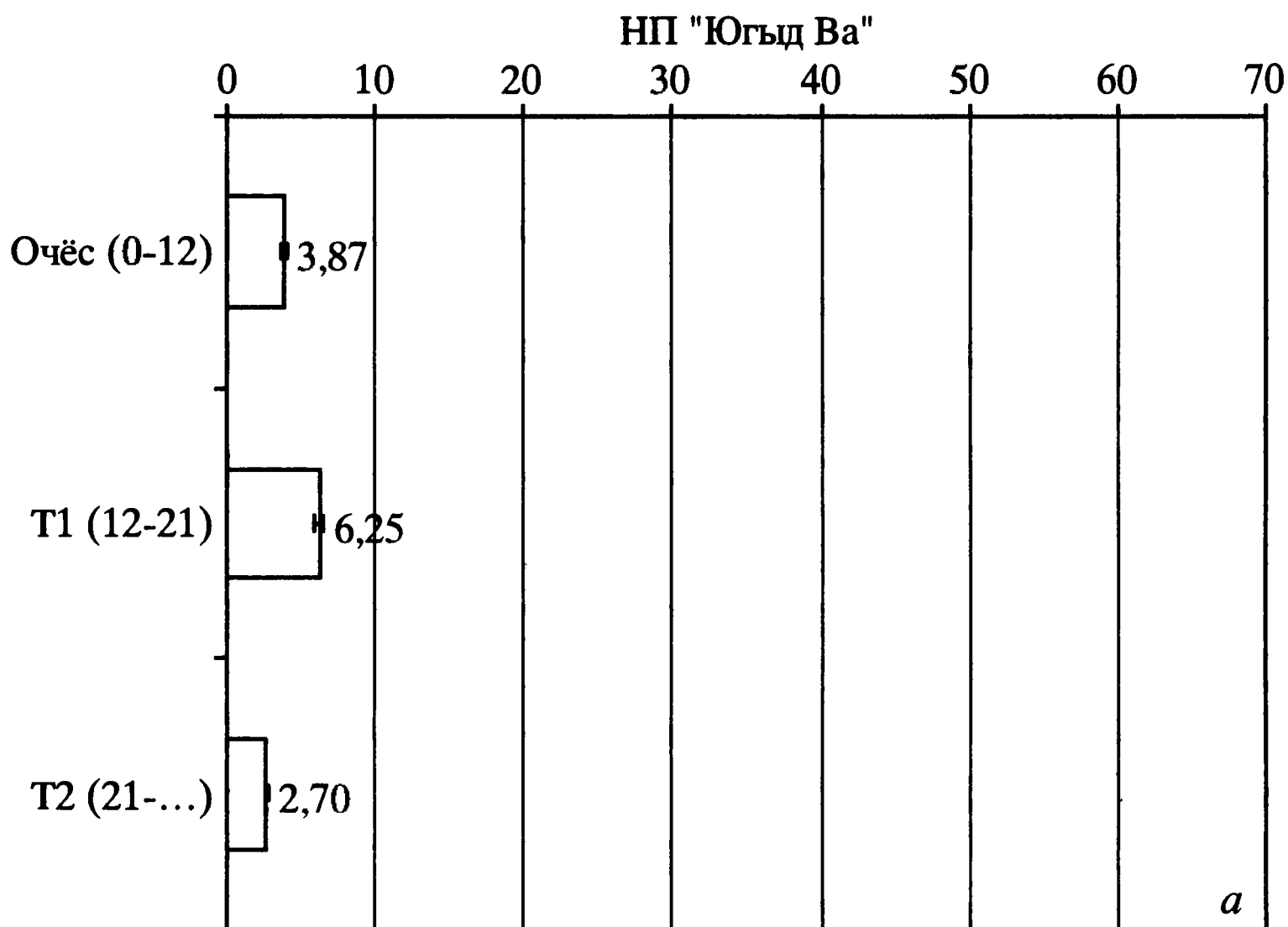


Рис. 25. Профильное распределение общей численности микромицетов в верховых торфяных почвах северной (а) и южной (б) подзон тайги

По оси абсцисс – численность, тыс. КОЕ/г почвы; по оси ординат – горизонт и глубина, см

В ходе синхронного выделения и межзонального сопоставления грибных комплексов в гидроморфных почвах выявлены существенные различия. Южнотаежные верховые торфяники превосходили северотаежные аналогичные типы по общей численности КОЕ/г абсолютно сухой почвы, по числу видов (рис. 25, а,б)

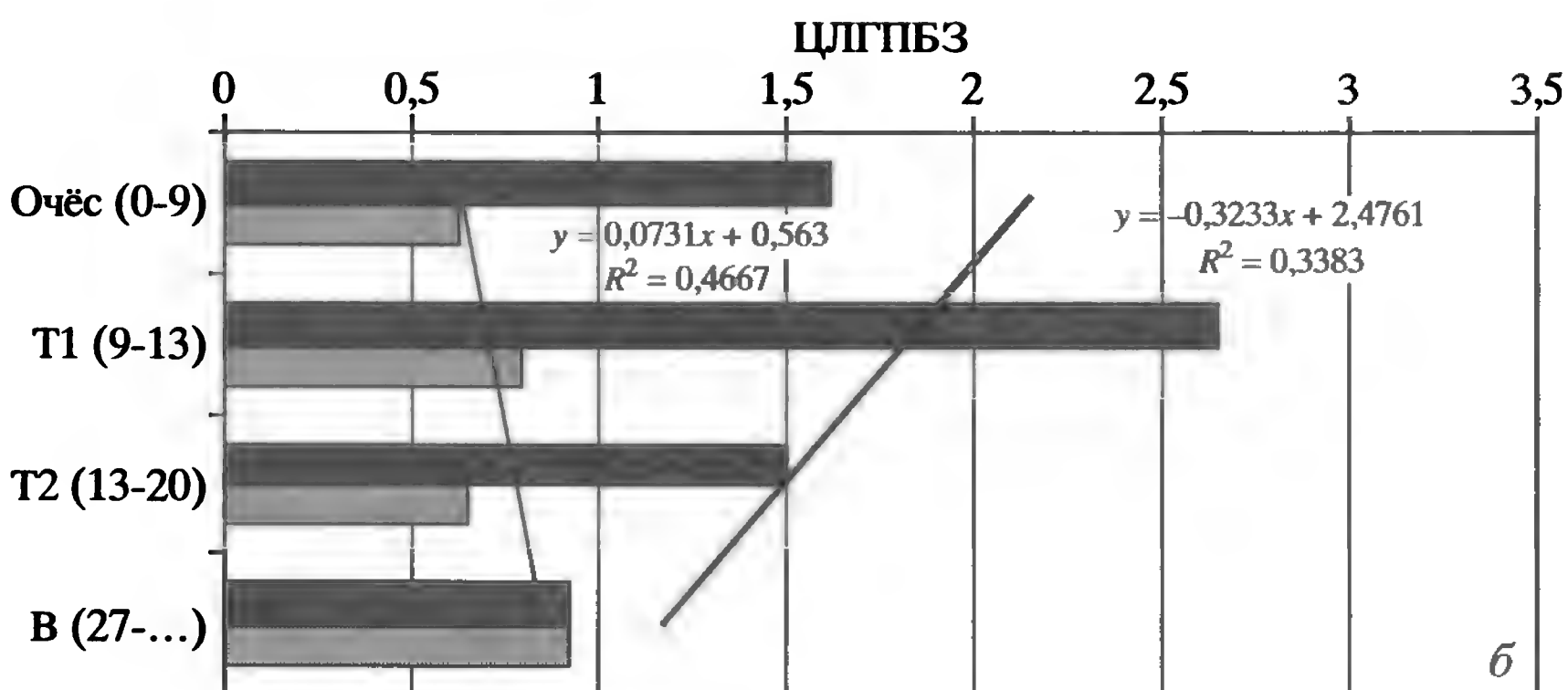
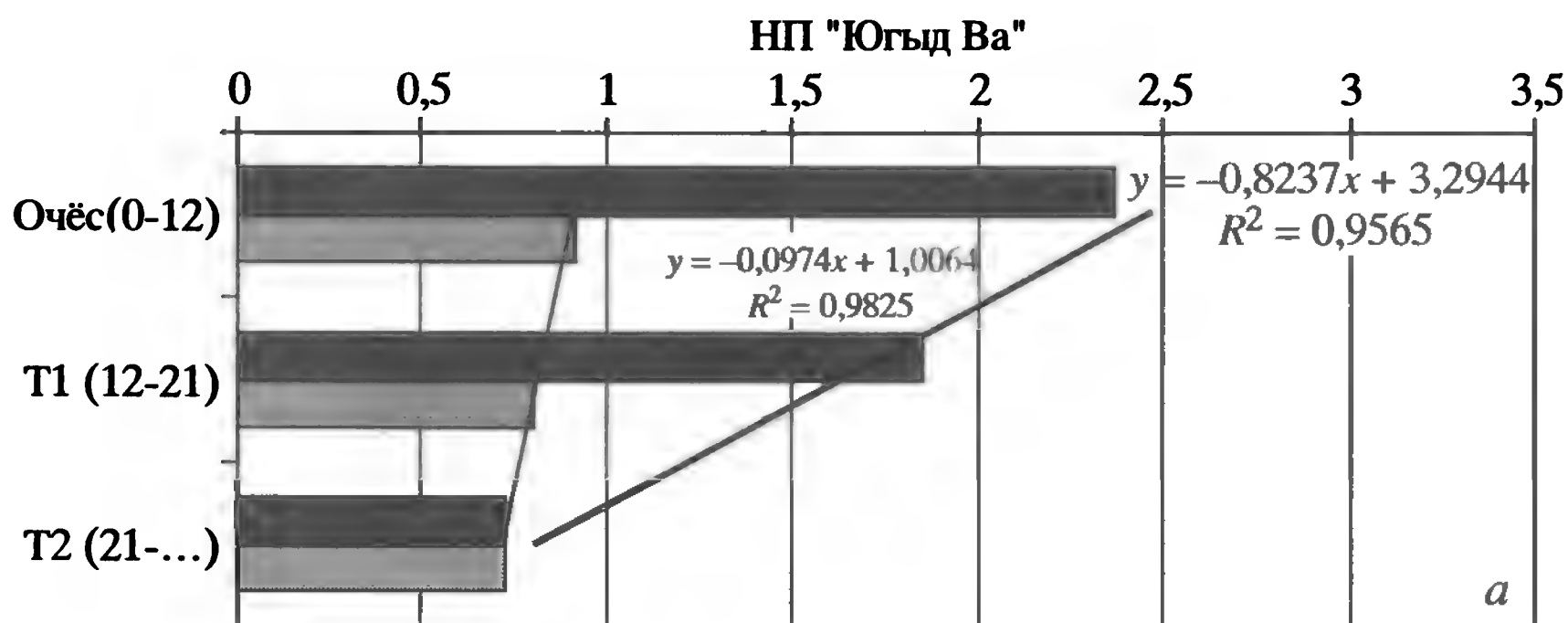


Рис. 26. Индексы видового разнообразия микобиоты по Шеннону (темная штриховка) и выравненности видов по Пиелу (светлая штриховка) в гидроморфных почвах северной (а) и южной (б) тайги

По оси абсцисс – значения индексов; по оси ординат – название горизонта и глубина, см

и индексам видового разнообразия и выравненности видов (рис. 26, а,б). Коэффициент видового сходства по Серенсену составил всего лишь 0.26.

Результаты дисперсионного анализа относительного обилия видов в гидроморфных и автоморфных почвах этих регионов, свидетельствовали, что фактором, в большей степени влияющим на разнообразие микромицетов, является географическая зона, и в меньшей – заболоченность. Фактором, определяющим относительное обилие абсолютного большинства видов, явилось также географическое положение (север–юг), и лишь для двух (*Aureobasidium pullulans* и *Lecanicillium lecanii*) – степень гидроморфизма.

2.3.4. Сравнение микобиоты пойменных почв и донных отложений

В рамках рассматриваемой темы особый интерес представляет сравнение сообществ терригенных микромицетов в пойменных почвах и донных отложениях водоемов.

Исследована структура грибных сообществ на участках Приплотинного плёса в Куйбышевском водохранилище и в почвах, расположенных по его берегам. В два сезона (летом и осенью) отбирали пробы воды, донных отложений и почвы из поверхностного горизонта (с глубины 1–10 см) на более двадцати участках на расстоянии до 10 м от береговой линии.

Сравнительный анализ показал, что сообщества терригенных микромицетов как в донных отложениях, так и почвах характеризуются довольно высоким разнообразием – индексы Шеннона выше 2 и колеблются в разные сезоны в пределах 2.63–3.27. Интересно, что и летом, и осенью разнообразие сообществ было несколько выше в донных отложениях (табл. 16).

Видовые комплексы в почве и в донных отложениях довольно существенно различались (табл. 17). Однако эти различия были менее выражены, чем между биотопами одного водоема.

Из 38 родов представители 12–14 были общими для почв и донных отложений. Многие виды, обычные для почвы, в донных отложениях не отмечены. Вместе с тем микромицеты, составляющие основу гидромикобиоты, развиваются и в прибрежной почве. Различия в данном случае касались частоты встречаемости и обилия отдельных видов грибов в сравниваемых биотопах. Так, например, виды рода *Penicillium* летом в водоеме были мало представлены, а в почве в это же время составляли более трети общего количества; осенью же они составляли треть общей чис-

Таблица 16

Показатели разнообразия сообществ микромицетов в пойменных почвах и донных отложениях

Индекс разнообразия	Лето		Осень		Среднее по сезонам	
	донные отложения	почва	донные отложения	почва	донные отложения	почва
Разнообразие по Шеннону	3.27	3.23	3.27	2.63	3.62	3.15
Выравненность видов по Пиелу	0.62	0.62	0.62	0.50	0.69	0.60

**Состав и относительное обилие микромицетов (в %) в пойменной почве
и донных отложениях в 1991 г.**

Род	Лето		Осень	
	донные отложения	почва	донные отложения	почва
<i>Acremonium</i>	2.6	0.6	1.9	0.3
<i>Alternaria</i>	6.8	0.4	8.3	2.1
<i>Articulospora</i>	1.4	0.0	0.0	0.0
<i>Aspergillus</i>	0.0	12.6	4.2	5.3
<i>Aureobasidium</i>	0.9	0.0	3.3	6.6
<i>Botrytis</i>	2.0	0.0	0.0	0.0
<i>Chaetomium</i>	31.3	1.3	6.2	14.5
<i>Cladosporium</i>	0.0	0.0	0.0	0.2
<i>Cylindrocarpon</i>	0.0	0.0	0.0	0.1
<i>Cylindrocephalum</i>	4.0	0.0	0.0	0.0
<i>Dendrodochium</i>	0.0	0.0	0.0	1.6
<i>Drechslera</i>	0.9	0.7	0.0	0.0
<i>Fusarium</i>	2.2	4.9	0.9	6.8
<i>Fusidium</i>	0.0	0.0	0.9	0.2
<i>Geotrichum</i>	0.0	0.0	1.4	0.0
<i>Gliomastix</i>	0.0	0.0	0.9	0.0
<i>Hormiscium</i>	0.0	1.1	0.0	0.0
<i>Macrosporium</i>	0.0	2.6	0.0	0.0
<i>Metarrhizium</i>	0.0	0.6	0.0	0.0
<i>Monilia</i>	2.1	0.0	0.0	0.0
<i>Mucor</i>	0.8	1.7	0.0	0.3
<i>Paecilomyces</i>	2.2	3.2	0.9	1.6
<i>Penicillium</i>	1.6	37.3	29.2	49.9
<i>Phialophora</i>	0.9	0.0	0.0	0.0
<i>Phoma</i>	28.4	5.4	13.8	0.6
Другие пикнидиальные	3.6	12.7	1.9	1.0
<i>Rhizopus</i>	0.0	0.0	0.0	0.3
<i>Sclerotinia</i>	3.4	0.0	0.0	0.0
<i>Sepedonium</i>	0.0	0.2	0.0	0.0
<i>Stemphylium</i>	0.0	0.0	0.0	0.2
<i>Syncephalastrum</i>	0.0	0.9	0.0	0.0
<i>Thielaviopsis</i>	0.0	0.6	0.0	0.0
<i>Torula</i>	0.0	0.9	0.0	0.0
<i>Trichoderma</i>	3.4	2.5	2.8	1.8
<i>Verticillium</i>	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Mycelia sterilia</i>	4.6	3.5	2.8	2.6
(темноокрашенный) род 1	1.2	1.6	6.5	0.9
(темноокрашенный) род 2				

**Коэффициенты сходства (по Серенсену) сообществ микромицетов
в пойменных почвах и донных отложениях**

Сравниваемые образцы		1	2	3
Донные отложения (лето)	1	1.00		
Почва (лето)	2	0.26	1.00	
Донные отложения (осень)	3	0.44	0.58	1.00
Почва (осень)	4	0.31	0.61	0.59

ленности в донных отложениях и половину – в почве. Виды рода *Aspergillus*, активно развивавшиеся летом в почве, в воде и донных отложениях отсутствовали, осенью в небольших количествах были представлены в обоих биотопах. Виды рода *Cladosporium*, наоборот, летом активно развивались в водоеме, а осенью – в почве. Грибы рода *Phoma* больше представлены в водоеме, чем в почве. Представители рода *Trichoderma* и *Mycelia sterilia* развивались равномерно как в водохранилище, так и в береговой почве. Многие виды перечисленных выше родов были общими для обоих биотопов.

Коэффициенты сходства видового состава грибов в донных отложениях и береговой почве летом в среднем составляли около 0.40, а осенью повышались примерно до 0.58–0.59 (табл. 18).

Микобиотическое сообщество в водоемах постоянно пополняется за счет поступления дополнительного количества почвенных грибов с паводками, осадками, ветрами и т.п. При этом часть микромицетов погибает или переходит в неактивное состояние, остальные способны длительное время существовать и развиваться в водной среде, включаясь в потоки вещества и энергии водных экосистем (Дудка, 1985).

Таким образом, анализ природных сообществ микромицетов почв подтвердил представление о том, что по целому ряду структурно-функциональных особенностей микобиоты можно судить о специфических условиях местообитаний. В частности, микологические параметры имеют биоиндикационную значимость при дифференциации сезонных, географических различий в биотопах, различий, обусловленных содержанием и особенностями профильного распределения органического вещества, характером подтопления торфяников.

Эффективность микологических параметров в экологической оценке разных вариантов пространственной (профильной,

географической), трофической и сезонной изменчивости условий обитания неодинакова. В одних случаях более заметны различия по общей численности грибов, в других – по составу видов и индексам видового разнообразия.

2.4. Реакция почвенных микромицетов на некоторые виды воздействий

Необходимо подчеркнуть, что в экологической оценке нарушенных наземных экосистем состоянию в целом почвенных микроорганизмов придается довольно большое значение (Микроорганизмы и охрана почв, 1989). Согласно современным представлениям, микробиологический мониторинг относится к приоритетным направлениям контроля качества окружающей среды.

Основу приоритетности изучения микробных комплексов составляют функции микроорганизмов по поддержанию гомеостаза почвенных экосистем. Благодаря малым размерам микроорганизмы имеют большую относительную поверхность контакта со средой обитания. Высокая скорость роста и размножения дают возможность в короткий срок проследить за действием любого экологического фактора на протяжении десятков и даже сотен поколений. Ответные реакции микроорганизмов быстры и чувствительны и касаются различных сторон их жизнедеятельности – роста, морфологического строения, накопления ими химических элементов, активности звеньев метаболических процессов, состояния регуляторных процессов в организмах (Никитина, 1991).

Как и при анализе ненарушенных биотопов, наиболее распространенным способом оценки состояния почвенной микобиоты при антропогенном воздействии является анализ основных параметров структуры и функционирования сообществ.

На данном этапе лучше разработаны методы изучения структурных перестроек сообществ, учета различных групп и видов грибов. При оценке воздействия техногенных факторов используются те же количественные и качественные показатели, что и при анализе природной изменчивости сообществ микроскопических грибов. К ним относятся: общая численность микромицетов, содержание отдельных группировок (в том числе, патогенных, оппортунистических видов), биомасса и изменения ее морфобиологической структуры (например, соотношение мицелия и спор), кинетическая структура (по долям колоний с определенной ско-

ростью роста), видовое разнообразие и изменение состава, пространственной и временной динамики видовых сообществ почвенных микровицетов.

Используемый набор методов описания функционального состояния грибных сообществ существенно меньше. Наиболее часто анализ изменений в функционировании микобиотических сообществ проводят по оценке скорости трансформации органических веществ, соединений азота и некоторых минеральных элементов. Надо отметить, что закономерности негативных функциональных изменений почвенных грибов пока до конца не сформулированы.

Как правило, нарушения в сообществах микроскопических грибов выявляются на основе оценки основных синэкологических особенностей и разнообразия традиционными микробиологическими методами. При посеве проб на питательные среды исследуются морфолого-культуральные физиологические особенности и выявляются отклонения от фоновых характеристик. Для оценки запасов грибной биомассы, описания трансформации ее морфобиологической структуры применяют методы прямого учета (Кожевин, 1976; Методы почвенной..., 1991). Для характеристики биохимической и генетической изменчивости в структуре грибов по молекулярно-генетическим маркерам, для выявления видовых и внутривидовых различий все более широкое распространение получают методы молекулярной биологии (изотопный анализ, ПЦР-анализ и др.) (Дьяков и др., 1980, 1994, 2001; Терехова, 1988; Булат и др., 1995; Иванов, 2002, 2003; Torsvik et al., 1996).

Наиболее популярен в описании антропогенных изменений структуры сообществ индекс Шеннона, значения которого снижаются при уменьшении числа видов и менее равномерном соотношении их численностей. Индекс Шеннона можно использовать не только для выявления видового разнообразия, но и разнообразия комплекса по другим параметрам. Так, достаточно распространенным приемом описания микобиоты является кинетический способ, основанный на различии радиальных скоростей роста колоний. Такой прием позволяет оперативно охарактеризовать разнообразие микобиоты по группам видов с разными жизненными стратегиями и по соотношению быстро и медленно растущих видов строить предположения о характере и степени антропогенного воздействия, связанного с изменением условий питания грибов (Кожевин, 1989).

Радиальная скорость роста грибных колоний может быть использована как косвенная характеристика функциональной

активности грибного комплекса в зависимости от доступности органического субстрата. При наличии большого количества легкоусвояемого субстрата (сахаров, крахмала и т.п.) в комплексе микромицетов преобладают быстрорастущие грибы с хорошо выраженными гидролитическими свойствами (представители *Mucorales*, *Penicillium* и др.), в других условиях будут доминировать формы с невысоким коэффициентом скорости роста (K_r), процентное содержание быстрорастущих видов уменьшится (Кожевин и др., 1979; Паников, Звягинцев, 1983; Терехова и др., 1998; Terekhova et al., 1999).

Необходимым дополнением оценок разнообразия являются данные о видовом составе, а также индикаторные виды, помогающие понять направление изменений в сообществах. В условиях техногенной нагрузки выявляются группы видов грибов, устойчивых сразу к нескольким антропогенным факторам. Это, как правило, виды с широким ареалом и высоким уровнем спорообразования. Наряду с отдельными видами выявляются и целые группы видов грибов, накопление которых в почвах и сопряженных средах может свидетельствовать об антропогенных изменениях в экосистеме. Хорошим показателем техногенного воздействия оказались темноокрашенные гифомицеты. Резистентность этих грибов к ряду экстремальных воздействий, в том числе и антропогенных, объясняется наличием в их клеточной стенке меланиновых пигментов (Жданова, Василевская, 1988; Жданова и др., 1990а,б; Zhdanova et al., 2003).

На первых этапах исследования группы темноокрашенных грибов обратили внимание на их широкое распространение в высокогорных и пустынных почвах, что связывали с их высокой устойчивостью к солнечной радиации. Так, в высокогорных почвах Памира (на высоте 5000 м) *Cladosporium*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Ulocladium* являются практически единственными представителями микромицетов. Отмечается, что грибы *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum*, *Stachybotrys atra*, *Stemphylium illicis*, *Doratomyces medius*, виды рода *Phoma*, встречающиеся в почвах умеренных широт в небольших количествах и спорадически, составляют комплекс доминирующих видов в пустынных почвах Невады (Мирчинк, 1988). Экспериментально доказана высокая устойчивость меланинсодержащих грибов к различным видам излучений. Так, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Ulocladium* выдерживают дозу гамма-облучения в 625 кР при 1–2% выживаемости (Жданова, Василевская, 1988; Жданова и др., 1990а,б). Количественное и видовое преобладания темноокрашенных микромицетов отмечено в почвах 10-километровой зоны в районе аварии на Черно-

быльской атомной электростанции до 1998 г., в лесных подстилках до 1997 г. и до 2001 г. в пробах, отобранных в помещениях 4-го блока ЧАЭС (Жданова и др., 2002; Zhdanova et al., 2003).

В последнее время появились сведения об увеличении меланинсодержащих грибов в городских экосистемах. Обобщая наблюдения за трансформацией структуры микобиоты в условиях антропогенного воздействия, О. Марфенина (1999) отмечает, что тенденция накопления темноокрашенных грибов прослеживается в разных компонентах внешней среды города: в почвах, приземных слоях воздуха, снеговом покрове, на поверхности растений. Она характерна для разных природно-климатических зон.

На основании увеличения доли темноокрашенных микромицетов проведено зонирование дерново-подзолистых почв в городских лесах г. Тольятти. Наиболее отчетливо по группам доминирующих видов микромицетов различались зоны «стресса» вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов и зоны «гомеостаза» на территории охраняемого Ягодинского лесничества (Терехова, 1994; Терехова и др., 1994). Таким образом, явление индустриального меланизма, описанное ранее для популяций животных (Яблоков, Юсуфов, 1989), характерно и для грибов.

При разных уровнях и видах вредных воздействий на почвы нередко отмечаются разнонаправленные изменения одних и тех же микобиотических параметров.

Установлен новый факт достоверного снижения численности и биомассы микроскопических грибов по мере возрастания степени загрязнения почвы выбросами Кандалакшского алюминиевого завода. Он основан на экспериментальных данных, полученных как по методу посева, так и по методу прямого счета с использованием флуоресцентной микроскопии.

Количество грибных колониеобразующих единиц (КОЕ) в органогенном горизонте участка, расположенного в 2 км от завода, меньше в 5 раз количества КОЕ в почве участков в 10 и 20 км от завода, а в контрольном участке меньше в 9 раз. Длина грибного мицелия снизилась в наиболее грязном участке по сравнению с контролем с 5000 м/г почвы до 3000 м/г, а биомасса с 5.4 до 3.6 мг/г. При этом микобиота с темноокрашенным мицелием, включая представителей рода *Aureobasidium*, была значительно угнетена. В почве, загрязненной отходами завода, доминировали грибы рода *Penicillium* (*P. frequentans*, *P. implicatum*, *P. spinulosum*). Такие изменения связывают с повышением кислотности почвы (с pH 4.05 до pH 5.75) вблизи завода под действием оснований, содержащихся в воздушных выбросах завода, а

также большим количеством фтора, содержащегося в отходах (Евдокимова, Береснева, 2002).

В то же время низкие дозы поллютантов нередко стимулируют развитие микромицетов (Марфенина, 1999; Григорьев, 2003; и др.). Эффект стимуляции развития грибов *Phoma* spp. низкими дозами солей тяжелых металлов отмечался и в нашей работе (Терехова, Швед, 1994).

Отмеченная разнонаправленность изменения параметров микобиоты (угнетение и стимуляция роста мицелия, накопления биомассы, прорастания спор и т. п.) при разной нагрузке на экосистемы не противоречит теории экологических модификаций, предложенной В. Авакумовым (1981, 1985, 1991).

Согласно концепции автора, в одних случаях перестройка структуры сообществ не приводит ни к ее усложнению, ни к упрощению, и тогда состояние сообщества соответствует **«фоновому»**. В других случаях наблюдается увеличение разнообразия биоценоза, это выражается, в частности, в увеличении общего числа видов, пространственно-временной гетерогенности и т.п. Такое сообщество характеризуется состоянием **антропогенного экологического напряжения**. Уменьшение разнообразия и пространственно-временной гетерогенности отражает состояние **антропогенного экологического регресса**. Тяжелые формы загрязнения или других видов нарушений, при которых подавляются все виды метаболических процессов в биогеоценозе, включая активность как продуцентов, так и редуцентов, соответствуют состоянию **антропогенного метаболического регресса**.

Основная проблема заключается в выявлении соответствия тех или иных параметров развития микобиоты определенному экологическому состоянию экосистем. Несмотря на большой объем накопленной информации, остается неопределенной возможность использования параметров развития грибов при градировании (ранжировании) экологического качества экосистем, практически не разрабатываются подходы к выбору наиболее информативных (приоритетных) показателей микромицетов. Нет ясности в отношении того, влияет ли трофический статус грибов на эффективность экологической оценки. Другими словами, биоиндикационная значимость грибов исследована и оценена не в полной мере.

В данной работе рассмотрены реакции почвенной микобиоты на такие виды внешних воздействий, как загрязнения тяжелыми металлами, нефтью и нефтепродуктами, транспортное, химическое и смешанные виды загрязнений (Терехова, 1995, 2000; Терехова и др., 1994, 2001, 2002; 2004а,б; Терехова, Семенова,

1997, 1998; Аветов и др., 1998; Мозолевская и др., 1994; Terekhova, Semenova, 1996, 1999; Semenova, Terekhova, 2001; Terekhova et al., 2004; Kudrjashov et al., 2004).

На основании результатов оригинальных исследований и анализа литературных данных в качестве одного из возможных подходов к ранжированию информативности микобиотических показателей предлагается оценка степени их вариабельности.

Важной особенностью почвы как среды обитания с точки зрения биоиндикации ее состояния является большая *пространственная неоднородность почвенного покрова* (Дмитриев, 2001; Самсонова, 2003). Это значительно усложняет экологическую оценку состояния почв, возникает проблема надежности измерения ее экологической токсичности, как по химическим, так и биологическим показателям (Мотузова, 1994).

В связи с этим представляет интерес характеристика степени варьирования микобиотических показателей в нарушенных почвах.

2.4.1. Влияние транспортной нагрузки на вариабельность синэкологических показателей микобиоты

В Солнечногорском районе Московской области вблизи транспортной автомагистрали проведена оценка ряда физико-химических микологических показателей почв (Тропина и др., 2003).

Отбор образцов почв для анализа осуществляли на территории примерно 5 га с 16 пробных площадок согласно «Методическим рекомендациям по выявлению деградированных и загрязненных земель» (1996). С каждой пробной площадки размером 10 × 10 м отбирали 15 индивидуальных проб, из которых затем получали смешанный образец.

При описании некоторых почвенных свойств были получены характеристики, приведенные в табл. 19.

Из результатов опробования следует, что для разных химических элементов коэффициенты вариации весьма различаются. Наибольшая однородность в серии исследуемых образцов характерна для значений содержания гумуса (коэффициент вариации $Cv = 15.7\%$), несколько выше неоднородность значений рН ($Cv = 18.87\%$), а наибольшие коэффициенты вариации были характерны для содержания фосфорных и азотных соединений ($Cv = 97.7\% - P_2O_5$ и $Cv = 55.5\% - K_2O$).

Характеристика некоторых химических свойств образцов дерново-подзолистых почв (Солнечногорский район, Московская область)

Номер образца	Химические свойства			
	pH	гумус, %	K ₂ O, мг/100 г	P ₂ O ₅ , мг/100 г
701	3.85	н/о	23	5.75
702	4.05	2.83	25	6.25
704	3.70	н/о	20	0.50
707	6.45	3.03	65	6.50
712	6.50	3.10	81	4.00
714	4.45	н/о	40	0.75
715	6.55	3.31	90	3.75
716	6.35	н/о	34	12.00
719	6.05	н/о	92	8.00
720	5.30	н/о	62	11.00
723	4.80	н/о	34	8.75
725	4.38	2.34	20	0.20
727	4.85	н/о	40	0.25
732	5.15	2.24	81	20.00
738	5.15	2.34	32	0.50
741	4.80	н/о	23	1.50
Среднее	5.20	2.70	47.6	5.61
Коэффициент вариации, Cv %	18.87	15.70	55.5	97.70

Высокая пространственная неоднородность полей концентрации характерна и для других химических соединений в почвах. Коэффициенты вариации некоторых металлов (водорастворимые формы Cu, Zn, Pb, Cd) в пределах площадки 100 × 100 м могут колебаться от 20 до 80% (Воробейчик, Фарафонов, 1990). Содержание тяжелых металлов варьирует в широких пределах и в условно ненарушенных почвах: на отдельных участках на территории ЦЛГПБЗ указываются значения коэффициентов вариации в пределах 20–80% для валового содержания и 30–130% для подвижных форм металлов. Повысить надежность химической оценки загрязнений почв предлагается путем использования разных вариантов мониторинга с последующим усреднением данных (Мотузова, 1992).

Рассмотрим уровень вариабельности некоторых микобиотических показателей в тех же образцах почв, для которых получены данные относительно вариабельности химических свойств (см. табл. 19). Определяли численность колониеобразующих единиц (КОЕ), видовую принадлежность колоний, инвентаризацион-

Таксономическая структура микромицетных комплексов в дерново-подзолистой почве (Солнечногорский район, Московская область)

Классы обилия по частоте встречаемости	Таксономическая принадлежность
Доминирующие виды (>60%)	<i>Penicillium chrysogenum</i>
Частые виды (30–60%)	<i>Penicillium janczewskii</i> , <i>P. puberulum</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>Mycelia sterilia</i>
Редкие виды (10–30%)	<i>Gliocladium catenulatum</i> , <i>Paecilomyces lilacinus</i> , <i>Penicillium canescens</i> , <i>P. janthinellum</i> , <i>Talaromyces</i> sp.
Случайные виды (< 10%)	<i>Acremonium cerealis</i> , <i>Acremonium murorum</i> , <i>Acremonium</i> sp., <i>Arthrinium phaeospermum</i> , <i>Arthrinium</i> sp., <i>Aurebasidium pullulans</i> , <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Gliocladium virens</i> , <i>Gliocladium</i> sp., <i>Gonythirium sporulosum</i> , <i>Mucor</i> sp., <i>Paecilomyces farinosus</i> , <i>Paecilomyces victoriae</i> , <i>Penicillium crustosum</i> , <i>P. decumbens</i> , <i>P. griseo-fulvum</i> , <i>P. humuli</i> , <i>P. variabile</i> , <i>P. viridicatum</i> , <i>P. waksmanii</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>Trichoderma hamatum</i> , <i>Zygorhynchus moelleri</i>

ное и дифференциальное разнообразие грибов (Мэгарран, 1992). Результаты проведенного таксономического анализа микромицетных сообществ приведены в табл. 20. В образцах почв, отобранных на исследуемой территории, преобладали грибы рода *Penicillium*, среди которых явным доминантом был вид *P. chrysogenum*, к частым отнесены *P. janczewskii*, *P. puberulum*, *Mycelia sterilia*, неиндентифицированный мицелий. К редко встречающимся отнесены виды родов *Gliocladium*, *Paecilomyces*, а также некоторые *Penicillium* spp. Группу случайных видов составляли представители 10 родов. Следует отметить, что коэффициенты вариации численности КОЕ отдельных видов микромицетов довольно высоки – от 123 у *Penicillium chrysogenum* до 400 у подавляющего большинства видов, оказавшихся случайными.

Пространственная динамика показателей численности КОЕ, видового богатства и индекса разнообразия микромицетов на исследуемой площади отражена на рис. 27, а–в.

Выделив на исследуемой территории две зоны по принципу удаленности от автотрассы, провели сравнительную оценку вариабельности основных микобиотических показателей на участках, более близко расположенных к автотрассе и более удаленных от нее.

Наименьшие коэффициенты вариации значений микологических параметров были не < 20%. При этом структурные показа-

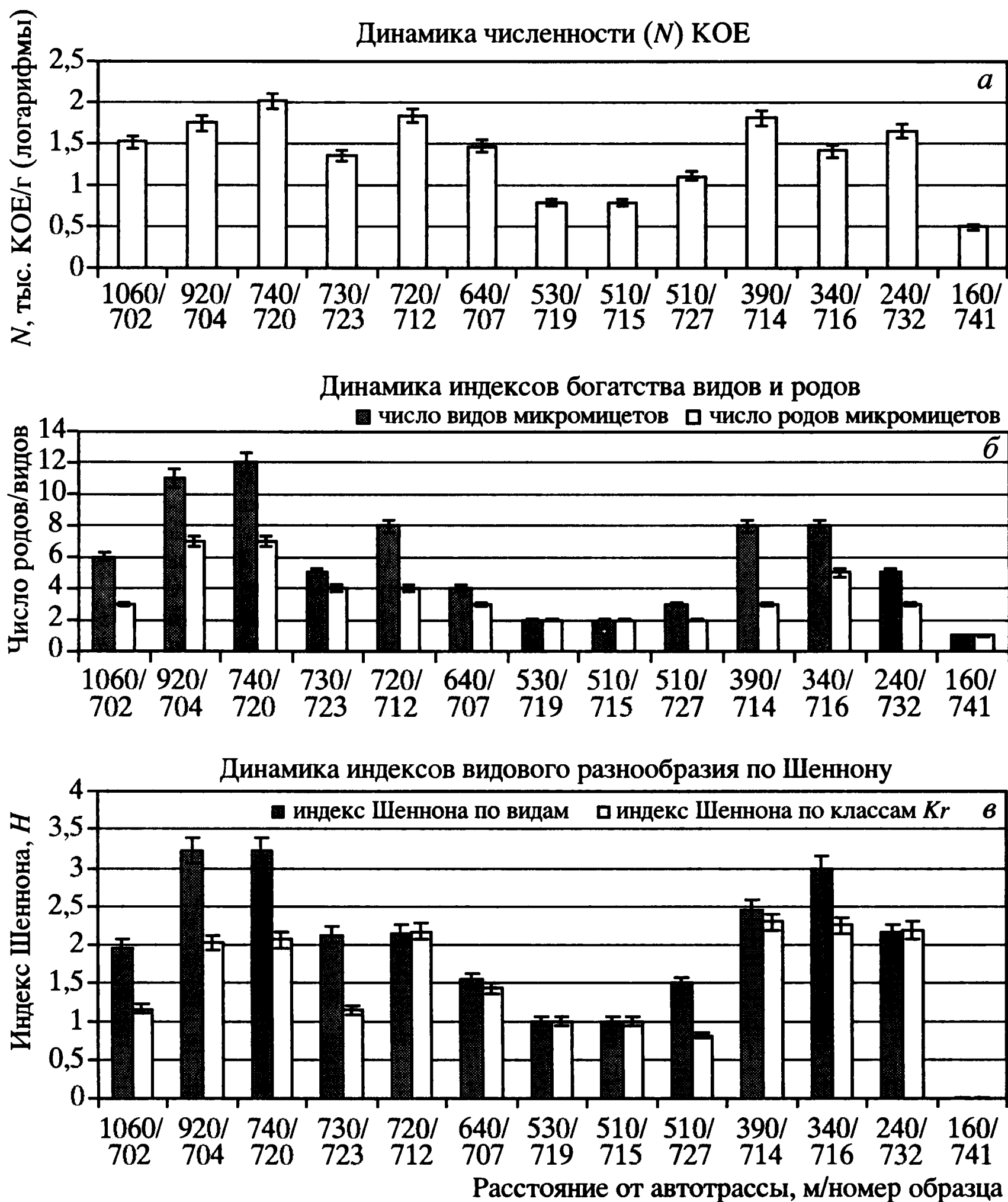


Рис. 27. Пространственная динамика показателей структурного разнообразия почвенных микромицетов вблизи автотрассы

тели варьировали в меньшей степени, чем общая численность. Интересно отметить, что более высокие значения коэффициентов вариации для всех параметров микобиоты были на пробных площадках, расположенных ближе к автотрассе. Так, коэффициент вариации индекса Шеннона на участке, более удаленном от автотрассы, $Cv = 23.48\%$, а на участке, расположенном ближе к автотрассе и испытывающем большую автотранспортную нагрузку, в 2,5 раза выше – $Cv = 58.75\%$ (табл. 21).

Коэффициенты вариации (Cv , %) структурных параметров микобиоты в дерново-подзолистой почве (Солнечногорский район, Московская область)

Группы площадок отбора образцов и расстояние от автотрассы, м	Коэффициенты вариации параметров микобиоты					
	Cv общей численности	Cv числа видов	Cv числа родов	Cv индекса Шеннона по классам, Kr	Cv индекса Шеннона по видам	Cv индекса Пиелу
Группа I (160–640)	83.64	61.20	46.77	61.59	58.75	58.75
Группа II (720–1060)	54.37	38.15	36.42	25.86	23.48	23.63
Отношение Cv гр.I/ Cv гр.II	1.54	1.60	1.28	2.38	2.50	2.49

Таким образом, на фоне достаточно высокой пространственной неоднородности химических компонентов почвы (гумуса, биогенных элементов и т.п.) по степени варьирования некоторых микобиотических показателей два участка, расположенные на разном расстоянии от автотрассы, характеризовались разным уровнем вариабельности. При этом для дифференциации участков с разной транспортной нагрузкой более информативными оказались индексы разнообразия (индексы Шеннона, Пиелу), а не интегральные показатели численности и общего числа видов.

2.4.2. Реакция сообществ грибов на смешанное загрязнение (отходы транспорта и химических производств)

Одним из важных последствий антропогенного воздействия на природные комплексы может быть снижение видового разнообразия, что многократно показано для сообществ растений и животных. Подобные негативные изменения структуры характерны и для микобиоты почв (Звягинцев и др., 2002).

Обеднение комплексов почвенных микромицетов, сопровождающее процессы деградации почв, продемонстрировано в работе О. Марфениной (1999). Упрощение структуры сообществ почвенной микобиоты при стрессовых антропогенных воздействиях может проявляться на разных экосистемных уровнях: *локальном* (как уменьшение мозаичности распределения видов в местообитании); *региональном* (когда на определенной территории в условиях антропогенного пресса снижается разнообразие грибных

комплексов относительно фоновых, увеличивается число доминирующих видов); *зональном* (когда происходит потеря зональной специфики комплексов грибов, и в удаленных друг от друга регионах под влиянием одинаковых антропогенных воздействий формируются комплексы, более сходные между собой, чем в аналогичных ненарушенных почвах).

Однако в зависимости от уровня нагрузки, типа экосистем, а также сезонных и прочих экологических условий динамика показателей разнообразия грибных сообществ различается. Как в холодные сезоны сглаживались структурные различия между комплексами грибов в водных биотопах, испытывающих разную техногенную нагрузку, так и в засушливые периоды могут выравниваться грибные комплексы по относительному обилию и составу видов.

Индексы разнообразия микромицетов, в частности, мало менялись и оказались низкоинформативными при зонировании территории городских лесов (г. Тольятти) в зависимости от уровня смешанного (транспортного и химического) загрязнения (табл. 22). На этом примере хорошо заметна разница в информативной значимости основных микробиологических показателей. Микробиологический мониторинг дерново-подзолистых почв в городских насаждениях Тольятти проводился в рамках Региональной программы территориального комплексного обследования окружающей среды. По некоторым фитоценотическим показателям, главным образом по содержанию тяжелых металлов (свинца и др.), на исследованной территории были выделены три зоны – высокой, средней и низкой степени загрязненности (Мозолевская и др., 1995). Определяли общее содержание бактерий, длину актиномицетного и грибного мицелия, общую численность микромицетов (двумя методами – по посеву и с помощью люминесцентной микроскопии), общую биомассу мицелия, структуру этой биомассы по долям темноокрашенного и светлоокрашенного мицелия, а также видовое разнообразие по индексу Шеннона.

Индексы Шеннона на всех лесных участках исследованных почв были невысоки, что обусловлено засушливым периодом отбора образцов. По числу и обилию видов микромицетов различия внутри участков перекрывали различия между участками. Не выявлено существенных различий по содержанию актиномицетов и бактерий на исследованной территории. Наиболее эффективным в экологической оценке состояния лесных биоценозов оказался анализ структуры грибной биомассы. По содержанию мицелия темноокрашенных грибов, устойчивых к неблагоприят-

Таблица 22

Характеристика микробиоты дерново-подзолистых почв городских лесов (г. Тольятти)

Микробный компонент	Номера площадок отбора и степень загрязненности дерново-подзолистых почв тяжелыми металлами							Среднее	Соотношение межвариантной и внутривариантной дисперсии значений признаков
	низкая		средняя			высокая			
	1	2	3	4	5	6	7		
Общее содержание бактерий, млн/г	2300	1620	2010	2100	3110	1600	2740	2200	0.89
Длина актиномицетного мицелия, м/г	55	26	15	30	23	43	30	32	1.89
Число грибных спор, тыс./г	500	300	500	300	400	200	400	371	2.17
по посеву (тыс. КОЕ)	73	120	30	40	210	90	–	94	0.83
Длина грибного мицелия, м/г	355	283	300	202	440	369	200	307	1.37
Биомасса грибных гиф, мг/г									
общая	1.38	1.10	1.17	0.79	1.72	1.44	1.1	1.24	1.41
темноокрашенного мицелия	0.38	0.18	0.64	0.30	0.94	0.95	0.53	0.56	2.17
светлоокрашенного мицелия	1.10	0.92	0.53	0.49	0.78	0.49	0.25	0.65	3.94
Биомасса темноокрашенного мицелия, %	22.3	16.3	54.3	38.10	54.50	65.80	67.70	52.00	86.54
Индекс Шеннона	0.99	1.19	1.40	1.39	1.29	1.37	–	1.25	3.38

ным воздействиям, выделены “зона стресса” (вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов) и “зона гомеостаза” (на охраняемой территории Ягодинского лесничества) (Терехова, 1994; Терехова и др., 1994).

Оценка уровня информативности исследованных показателей сделана по соотношению межвариантных (между участками разной степени загрязненности) и внутривариантных дисперсий (Воробейчик и др., 1998). Оказалось, что используемый показатель информативности был самым высоким для доли темноокрашенного мицелия – 86.54. Для других структурных показателей он был меньше, в частности для индекса Шеннона – 3.38. Наименьшее значение для разделения зон воздействия имела общая численность микромицетов, определяемая по посеву, при этом соотношения межвариантной и внутривариантной дисперсий – 0.83.

Таким образом, на основании соотношения межвариантных и внутривариантных дисперсий можно ранжировать уровень информативности микологических показателей.

2.4.3. Реакция микромицетов на загрязнение почвы отходами фосфогипса

Последствия загрязнения почв отходами производства фосфогипса отчетливо проявилось в изменении структуры биомассы микромицетов. Общие запасы грибной биомассы в почвах при разных видах воздействия, так же как и численность, могут как возрастать, так и уменьшаться. Более информативным показателем воздействия, по нашим данным, представляется соотношение споровой и мицелиальной составляющих. Методом люминесцентной микроскопии с применением специфического красителя установлена трансформация *морфобиологической структуры биомассы* микроскопических грибов под влиянием отходов фосфогипса.

В ходе продолжительного натурного эксперимента на растительных субстратах (листья липы) изучали развитие биомассы микромицетов. Для этого листья, помещенные в пластиковые сетчатые мешочки, заложили в чистые почвы (“фоновые”, контроль) и загрязненные отходами фосфогипсового производства. Через 3 мес. экспозиции на модельном растительном субстрате в подстилке загрязненных почв, формирующихся на отвалах фосфогипса, значительная доля грибной биомассы была представлена спорами, тогда как на субстрате, заложенном в подстилку чистых почв, преобладала мицелиальная биомасса (рис. 28).

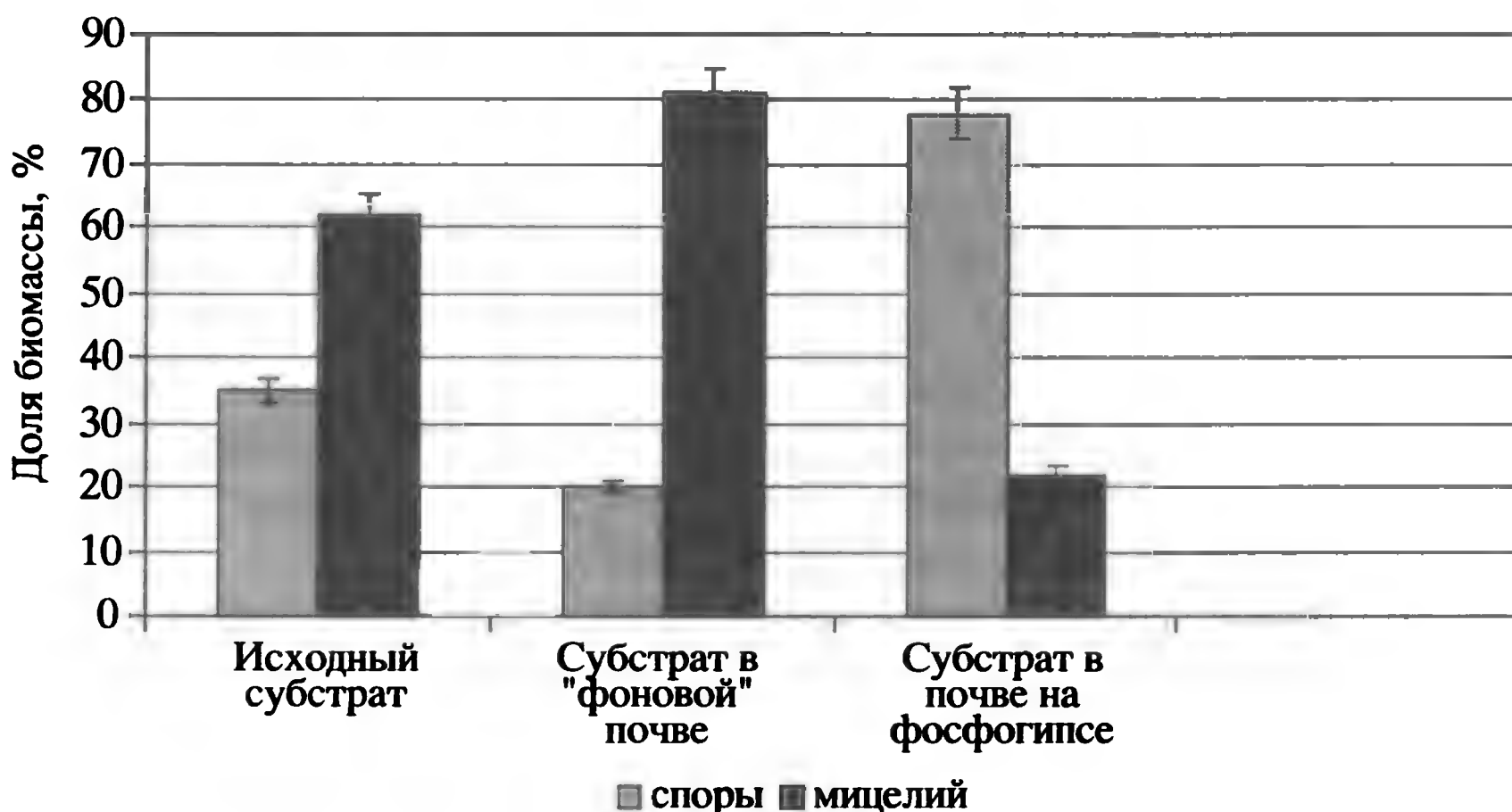


Рис. 28. Изменения в морфобиологической структуре биомассы микроскопических грибов в почве под воздействием отходов фосфогипса

Это легко объяснимое с биологической точки зрения явление – переход к обильному спорообразованию в неблагоприятных условиях представляет собой довольно четкий микодиагностический признак, по которому можно характеризовать условия обитания почвенных грибов. Аналогичные явления наблюдались для ряда почвенных грибов в других работах.

Так, в почвах тяжелого гранулометрического состава по сравнению с легкими песчаными возрастала доля конидий фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum* (Струнникова и др., 2004). Увеличение плотности мицелия и макроконидий этого гриба отмечено при внесении в почву азотных удобрений в окисленной форме (NO_3^-) относительно варианта с восстановленными формами азотных удобрений (NH_4^+) (Струнникова и др., 2004).

2.4.4. Реакция микобиоты на нефтяное загрязнение

Одним из самых сложных видов техногенного воздействия на почвы в числе прочего и в отношении эффективности микоиндикационных признаков является загрязнение почвы нефтью и нефтепродуктами.

На протяжении нескольких десятилетий нефть и нефтепродукты остаются приоритетными загрязнителями окружающей среды (Израэль, Ровинский, 1986; Пиковский, 1993; Киреева и др.,

2001). Интерес к микробиологическому исследованию нефтезагрязненных почв не ослабевает. В большой степени это обусловлено необходимостью решения проблемы самоочищения и микробиологической рекультивации почв (Восстановление нефтезагрязненных..., 1988; Звягинцев и др., 2002; Atlas, Bartha, 1992). Исследования основных закономерностей деградации микробного сообщества почв, позволяющие создать научную базу для оптимизации рекультивационных мероприятий, одновременно дают материал для оценки биоиндикационного потенциала микробных сообществ, в том числе и микроскопических грибов.

Исследованию различных аспектов воздействия нефти на микробные комплексы почв посвящено большое число исследований как в нашей стране, так и за рубежом (McGill, 1977; Odu, 1977; Ratledge, 1978. Билай, Коваль, 1980; Rowell, 1980; Joshi et al., 1985; Звягинцев и др., 1987; McGill, Jones et al., 1987; Солнцева, 1988; Исмаилов, 1988; Колесникова, Плещеева, 1988; Оборин и др., 1988; Пиковский, 1988; 1993; Коваль, Сидоренко, 1989; Гузев и др., 1989; Kastner et al., 1990; Kampfner et al., 1991; Халимов и др., 1996; Артемьева, 1997; Киреева и др., 2001; и др.). Большая их часть связана с поиском видов микроорганизмов, использование которых целесообразно в целях ремедиации загрязненных нефтью почв, и созданием на их основе эффективных биопрепаратов. Однако часть исследований посвящена экологическим особенностям микробиотических сообществ в специфических условиях загрязнения почв разных типов.

Сложность оценки состояния нефтезагрязненных почв обусловлена разнообразием видов нефтепродуктов, многокомпонентностью состава нефти, специфическими особенностями превращений нефтепродуктов в почвенных условиях, которые по мере испарения летучих фракций теряют со временем свою химическую токсичность, и все больше приобретают свойства загрязнителя, влияющего на физические свойства почвы.

Н. Солнцева в работе “Общие закономерности трансформации почв в районах добычи нефти” (1988) приводит обширный перечень основных групп техногенных нагрузок и соответствующие им потоки загрязнителей:

Виды техногенных воздействий	Возможные группы и состав загрязнителей
Бурение и испытание скважин	Буровые и промывочные растворы, утяжелители, реагенты для воздействия на пласт, эмульсии, цементы (гипсовые, силикатные, известковые и др.)

Эксплуатация месторождений (добыча и транспортирование нефти, закачивание вод для поддержания пластового давления)	Нефть (метановые, нафтеновые, ароматические углеводороды, фенолы, асфальтосмолы и другие органические соединения), минерализованные воды и рассолы (преимущественно хлоридные)
Первичная переработка нефти и частичное сжигание попутных газов и конденсата	Нефть и нефтепродукты, минерализованные воды (разные группы углеводородов, включая ПАУ, хлоридные, азотистые, сернистые и другие соединения)

Хорошо известны основные геохимические следствия техногенного загрязнения в районах добычи нефти: это изменение емкости и состава поглощенных катионов, широкое развитие процессов техногенного осолонцевания почв, трансформация строения гумусового профиля: существенное увеличение содержания органического углерода, изменение состава битуминозных веществ и группового состава гумуса, перераспределение исходных запасов почвенного органического углерода по генетическим горизонтам; ухудшение аэрации в результате заполнения порового пространства почв загрязнителем и увеличения содержания органического вещества, при разложении которого расходуется кислород, и другие (Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем, 1988).

В силу разнообразия своих трофических потребностей микроорганизмы, и в частности микроскопические грибы, с одной стороны, могут успешно развиваться на углеводородах (парафинах) нефти и накапливать большую биомассу, а с другой, угнетаться ароматическими (гетероциклическими) ее компонентами (Билай, Коваль, 1980; Квасников, Ключникова, 1981; Гузев и др., 1989; Atlas, Bartha, 1992). Отсюда ясно, что реакция микобиоты на загрязнение нефтью в большой степени зависит от видового состава микромицетов. Вместе с тем гидрофобность нефтезагрязненных почв и нарушенная аэрация практически в одинаковой степени затрудняют развитие всех видов грибов.

С учетом сказанного следует ожидать, что микобиотические параметры как биоиндикационные показатели могут быть пригодными лишь в случаях крайне высокого уровня загрязнения.

Вместе с тем применительно ко всей группе сапротрофных микроорганизмов, функционирующих в почве, предложена модель 4-ступенчатой адаптационной реакции. Согласно этой модели, первоначально, в интервале концентрации нефти, соответствующей зоне гомеостаза (до 1 мл/кг), она выступает как стимуля-

тор развития сообществ. Более высокие дозы (1–50 мг/кг) приводят к перераспределению доминантного состава активно функционирующего микробного сообщества (зона стресса). На этом уровне минорные в исходной почве виды занимают доминирующие позиции, и наоборот. Зона резистентности (5–300 мл/кг) характеризуется выживанием лишь наиболее устойчивых микроорганизмов. При еще больших дозах (выше 300 мл/кг) в зоне репрессии нефть выступает как комплексный ингибитор биологической активности почвы по отношению ко всей почвенной биоте (Гузов и др., 1989).

Таким образом, в зависимости от ситуации нефть может проявлять стимулирующее или угнетающее воздействие на микроорганизмы почв.

Приведем некоторые полученные в ходе выполнения работы результаты экспериментальных исследований, которые демонстрируют модифицирующее воздействие нефти и нефтепродуктов на микобиоту почв. Одновременно рассмотрим возможность использования основных параметров развития микромицетов для целей биоиндикации состояния почвенных экосистем.

В работе исследованы разные типы почв в географически удаленных районах с различным возрастом и масштабом нефтяного загрязнения.

В период 1997–2003 гг. проведено изучение грибных сообществ в районах нефтедобычи на севере европейской части России и в Западной Сибири. В республике Коми исследовали последствия аварийного разлива нефти на пойменных почвах в бассейне р. Печоры. В Западной Сибири (Сургутское Полесье) микологические работы проводились в связи с комплексной оценкой экологического состояния олиготрофных торфяников и подзолов и разработкой региональных нормативов допустимого содержания нефти и нефтепродуктов в почвах.

Микобиота нефтезагрязненных пойменных почв бассейна р. Печоры. В процессе экспертного комплексного изучения последствий аварийного разлива нефти на территории Усинского месторождения (республика Коми), повлекшего за собой распространение нефтепродуктов по течению р. Печоры, в пойменных участках были заложены пробные площадки, на которых примерно через год после аварии были отобраны образцы почв.

Исследования микобиоты на участках, пострадавших от аварийного выброса нефти, показали, что нефтепродукты на 7 из 8 обследованных участках практически не аккумуляровались в почве, поскольку там течение реки было быстрым и не наблюда-

лось застоя загрязненной воды. Резкое подавление численности и видового разнообразия микромицетов наблюдалось лишь на одном участке, расположенном в излучине реки. Проведенный впоследствии химический анализ содержания углеводов подтвердил наивысший уровень загрязнения именно этого участка. В целом, однако, зафиксированы довольно широкие пределы колебаний общей численности и видового состава. В поверхностном горизонте (на глубине 0–5 см) общая численность грибных пропагул находилась в пределах от 33.5 до 800 тыс. КОЕ в 1 г воздушно-сухой почвы. Максимальный индекс видового богатства – 16.

На исследованных участках в числе доминирующих видов микромицетов были *Trichoderma hamatum*, *T. viride*, *Fusarium solani*, *F. nivale*, *Cladosporium elatum*, *Acremonium humicola*, *Acremonium* sp., *Mycelia sterilia*. Показатели разнообразия по Шеннону не существенно отличались от таковых на фоновой территории, не подвергавшейся нефтяному воздействию, и колебались в пределах 1.25–2.25.

Судя по составу и относительному обилию выявленных видов, однозначный вывод о репрессирующем воздействии нефтепродуктов на почвенную микобиоту в данном случае можно сделать лишь в отношении одного, наиболее загрязненного нефтью участка. На остальных, уже к моменту исследования использовавшихся как пастбища и сенокосы, наблюдался высокий уровень вариабельности исследованных показателей, и разграничить степень воздействия на грибы разных стрессовых факторов не представлялось возможным.

Интересно отметить, что результаты микоиндикационных исследований хорошо коррелировали с полученными позднее данными химического анализа о содержании нефти и нефтепродуктов. Это выразилось в репрессии микобиоты на сильнозагрязненной территории и корреляции уровня вариабельности химических и микобиотических параметров на других менее загрязненных участках (Аветов и др., 1998).

Микоиндикация нефтезагрязненных почв Западной Сибири. Анализ почвенной микобиоты в районах нефтедобычи Западной Сибири проводился как часть комплексных (почвенных, микробиологических, геоботанических, зоологических и химических) исследований, основная цель которых состояла в установлении предельно допустимого содержания нефти и нефтепродуктов в почвах. В связи с этим имелась возможность соотнести степень изменчивости микологических показателей в условиях воздейст-

вия нефтесодержащих отходов с реакцией на загрязнение других биотических компонентов. Выявление же направленности изменения микобиотических параметров и степени их вариабельности при загрязнении нефтью позволяет охарактеризовать биоиндикационную значимость микромицетов.

Объектами исследования были верховые торфяники на территории Быстринского нефтяного месторождения (Тюменская обл., Сургутский район, 1999 г.), а также нефтезагрязненные почвы и торфяники Нижневартовского района Тюменской области (2000 г., район г. Покачи, месторождения Видное, Федоровское и Западно-Сургутское). Возраст загрязнения почв – от 1 года до 35 лет, содержание нефтепродуктов – от 0 до 60%.

Образцы почв для микологического анализа отбирали из верхней 90-сантиметровой толщи исследуемых торфяников (до посева хранили в морозильной камере). Исследовали основные структурные и функциональные параметры микобиоты: общую численность грибов (двумя методами – методом посева и прямым микроскопированием); соотношение и жизнеспособность спор и мицелия, биомассу, скорость деструкции органического вещества по выделению CO_2 (Головченко и др., 1999; Терехова и др., 2001).

Анализ изменений структуры комплекса микроскопических грибов в условиях нефтяного загрязнения почв Западной Сибири показал следующее.

Общая численность КОЕ. Исследуемые торфяники обильно заселены микромицетами – в среднем общая численность грибов составила 179.7 тыс. КОЕ в 1 г сухого веса исследуемых образцов. При этом пределы колебаний этого показателя были широки – от 3 до 1200 тыс. КОЕ/г почвы.

В градиенте уменьшения концентрации нефти от центра нефтяного “пятна” до фоновых участков было отмечено повышение численности у края разлива нефти, которое может быть обусловлено одновременным развитием и типичной для ненарушенных почв микобиоты, и видами, развитие которых простимулировано присутствием нефтепродуктов (рис. 29).

Общая численность менялась в зависимости от продолжительности нефтяного воздействия на почву (рис. 30). Так, по усредненным показателям КОЕ в первый год за счет воздействия летучих токсичных соединений наблюдается угнетение развития микромицетов, через 2–5 лет на участках, дополнительно обогащенных углеводородами нефти, наблюдается повышение численности микромицетов, а уже после образования битумных корок, препятствующих нормальной аэрации биотопов, наблюдается спад в развитии грибов.

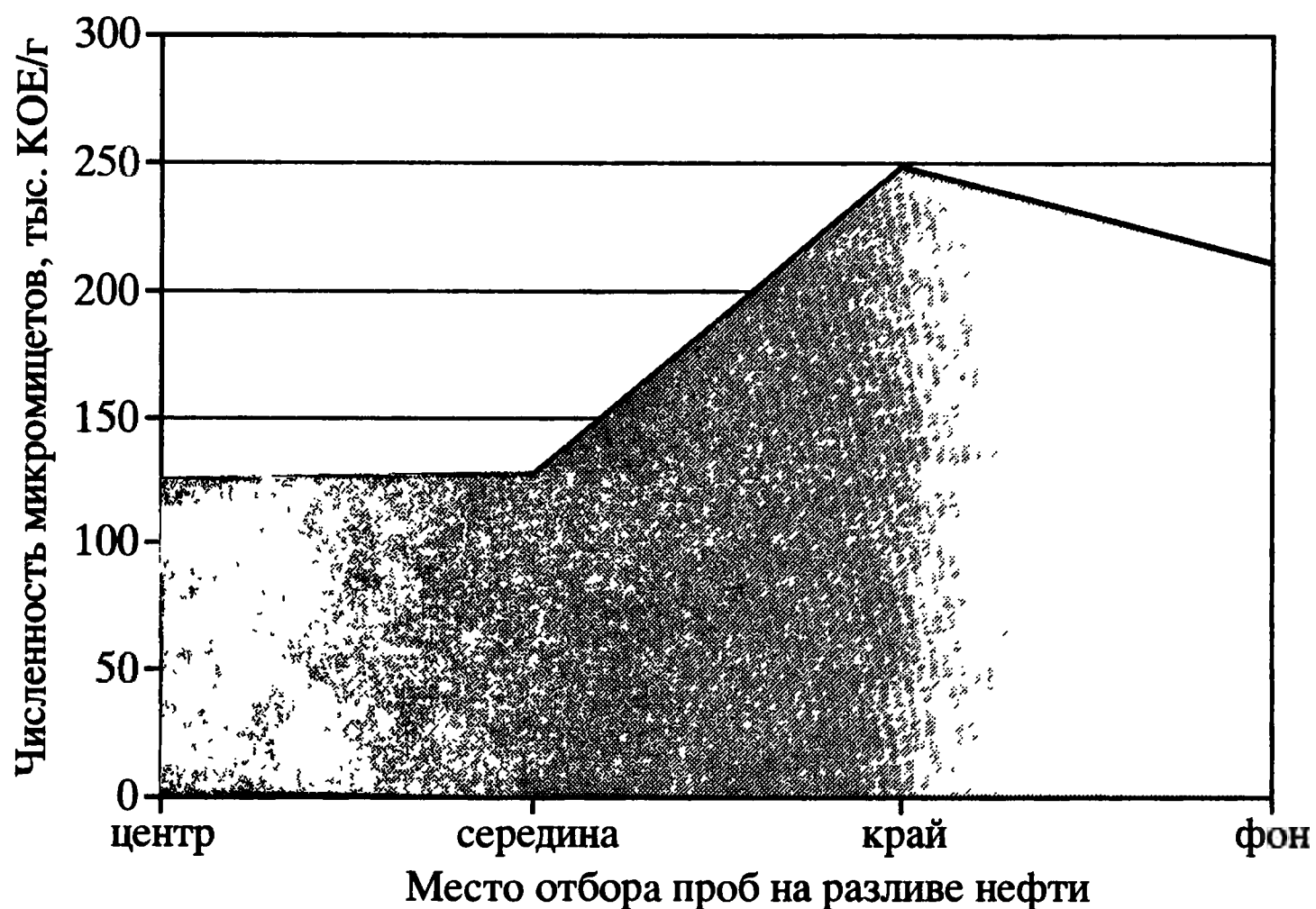


Рис. 29. Общая численность микромицетов (N) на разных участках разлива нефти (от центра пятна до «фона» – незагрязненной почвы) в торфяниках Сургутского Полесья

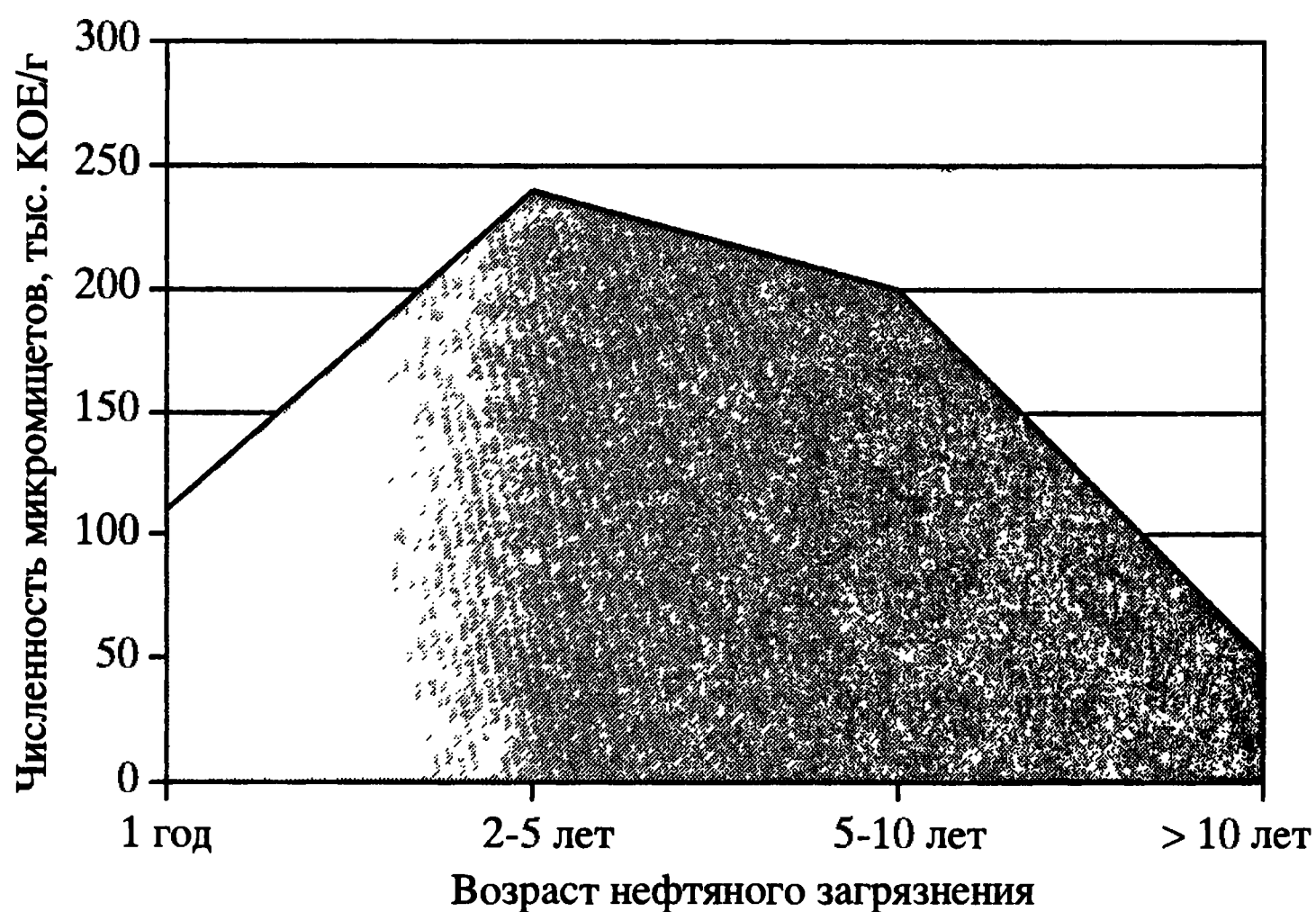


Рис. 30. Динамика общей численности колониеобразующих единиц микромицетов в зависимости от возраста нефтяного загрязнения почв

В некоторых случаях на относительно свежих разливах даже при довольно высоком содержании нефти (59.5%) наблюдается увеличение общей численности микромицетов, сопоставимое с фоновым (238 тыс. КОЕ/г) (см. табл. 23).

Видовой состав микромицетов. В результате анализа видового состава становится ясно, что выравнивание численности в загрязненных почвах и на фоновых участках возможно за счет всплеска размножения 1–2 доминирующих форм.

Модифицирующее воздействие нефтяного загрязнения на структуру микобиоты проявляется и при кратковременном воздействии низких доз. Так, повышение нефти всего до 2% через год способствовало массовому развитию *Tilachlidium humicola* Oud., при этом относительное обилие этого вида достигало 92%.

Как отмечалось ранее (Марфенина, 1999), увеличение численности может происходить за счет развития не типичных для данных природно-климатических условий форм. В наших исследованиях *Aspergillus candidus* успешно колонизировал загрязненные нефтью участки северных почв, хотя в качестве доминирующих эти грибы характерны для более южных регионов (Бабьева, 1983; Бабьева, Сизова, 1983).

В целом в исследованных образцах почв выявлено более 90 видов. Наиболее часто встречались представители рода *Penicillium* (26 видов); они отмечены во многих исследованных образцах и зачастую являлись доминирующей группой грибов. Максимальным обилием и высокой частотой встречаемости характеризовались виды: *P. thomii*, *P. spinulosum*, *P. lividum*, *P. funiculosum*. Последний вид, кстати, широко распространен на различных полимерных материалах, обладает высокой ферментной активностью, легко адаптируется к различным субстратам. Во многих образцах, в том числе и с высоким содержанием нефти, отмечались представители рода *Phialophora*, также обладающие высокой деструкционной активностью по отношению к полимерам, ароматическим углеводам и т.п. Часто отмечались виды рода *Trichoderma*, особенно *T. aureoviride*, *T. viride*. Практически отсутствовали в исследованных образцах быстрорастущие микромицеты-сахаролитики, основу питания которых составляет легкодоступная органика. Одновременно с этим наблюдалась высокая частота встречаемости на загрязненной территории дрожжевых формы грибов, например *Candida*, *Sporobolomyces*, *Oidium*, *Aureobasidium* и др.

Получены дополнительные свидетельства хорошей чувствительности показателей видового разнообразия к изменению концентраций нефти. Видовой состав микроскопических грибов в

Характеристика загрязненных нефтью верховых торфяников по содержанию грибов и скорости минерализации (интенсивность дыхания А)

Номер образца, положение в микрорельефе, морфол. характеристика после рекультивации	Глубина, см	Содержание нефтепродуктов, %	А, мкг С-СО ₂ г ⁻¹ · ч ⁻¹	Подавление дыхания, % к К	Число видов грибов	Численность грибов, тыс. КОЕ/г
I/4 неповрежденное болото	0–10	0.18	5.13	0 (К)	4	96
I/3 кромка разлива	0–15	1.12	4.14	19.3	7	86
	15–30	2.04	4.66	9.16	5	253
	30–60	0.63	2.11	58.87	–	–
	60–90	0.61	–	–	–	–
I/1 чистая кочка, 100 см от кромки разлива	0–15	0.80	4.79	6.62	6	231
	15–30	1.21	3.15	38.6	2	95
I/2 разлив, 1999 г.	0–15	61.24	1.28	75.05	2	25
	15–30	1.91	1.86	63.74	4	81
	30–60	0.62	1.70	66.86	10	3
	60–90	2.16	1.78	65.3	–	–
I/3 кромка разлива	0–15	1.12	4.14	19.3	7	86
	15–30	2.04	4.66	9.16	5	253
	30–60	0.63	2.11	58.87	–	–
	60–90	0.61	–	–	–	–
IV/1 участок разлива, 1996 г.	0–15	59.49	3.98	–	7	283
	15–30	47.02	0.96	–	4	21
	30–60	11.64	1.89	–	11	50
	60–90	2.61	1.18	–	–	–
IV/2 залитая водой и нефтью мочажина	10–15	0.94	–	–	–	–
IV/3 незалитый участок	0–10	0.93	–	–	–	–
	15–25	1.94	–	–	–	–
IV/4	0–10	1.34	–	–	6	462
II/2 оставшийся нерекультивированным краевой участок разлива	0–10	1.76	–	–	14	75
	15–30	–	–	–	3	7
	60–90	1.66	–	–	–	–
II/1 торф песок	0–10	1.89	0.84	83.6	9	33
	25–50	0.02–0.03	–	–	–	–
III/1 торф песок нефть	0–13	0.87	–	–	–	–
	60–70	0.50	–	93.8	–	–
	75–80	–	0.318	–	–	–
III/2 торф, песок торф+нефть	0–20	–	2.68	43.9	12	24
	80–90	2.81	–	–	8	21

центре разлива под воздействием высокого уровня загрязнения существенно менялся: при резком снижении видового богатства (2 вида вместо обычных 7–10 видов) место доминирующих пенициллов заняли представители родов *Trichoderma* (*T. aureoviride*) и группы *Mycelia sterilia* (см. табл. 21). На участках с низким содержанием свежей нефти (1–2%) столь заметного снижения индексов видового разнообразия не наблюдалось, но отмечено уменьшение обилия пенициллов и появление дрожжеподобных форм, в частности *Aureobasidium pullulans*.

Резкое уменьшение плотности микромицетов, свидетельствующее о негативном воздействии высоких доз ксенобиотика на эту группу микроорганизмов, особенно четко проявляется в верхних горизонтах. Другие структурные различия в микобиоте были также более заметны при анализе поверхностных образцов. В нижележащих (ниже 20 см) горизонтах из-за обеднения грибных комплексов различия были не столь явно выражены.

Помимо структурных характеристик комплекса микроскопических грибов, было проведено определение интегрального функционального показателя развития микроорганизмов по скорости минерализации органического вещества.

Измерение скорости эмиссии CO_2 в природных образцах торфяников показало, что разложение органического вещества в них идет довольно медленными темпами – максимальный показатель A ($\text{C}-\text{CO}_2$) составляет $5.13 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (см. табл. 23) при том, что, например, в подстилках незаболоченных почв скорость минерализации на 1–2 порядка выше. В верхних слоях процесс разложения идет с несколько большей скоростью, чем в более глубоких.

На сильно загрязненных нефтью участках скорость минерализации в 4–5 раз ниже по сравнению с незагрязненными. Это касается как нефтяного загрязнения пятилетней давности (IV/1), так и относительно свежего разлива (I/1 – верхний горизонт). В то же время при уровне содержания нефтепродуктов – 1–2% (верхние горизонты участка I/3 на границе фоновой территории и разлива) скорость выделения CO_2 мало отличалась от контроля – 4.14 и 4.66 против 5.13 в контроле.

Выявлена положительная корреляция между процентным содержанием нефти и процентом подавления деструкционной активности в исследуемых образцах ($r_{xy} = 0.485$), причем при более детальном анализе, проведенном при выявлении этой зависимости для разных глубин торфяников, эти коэффициенты были еще выше $r_{xy} = 0.773$ для глубины 0–30 см и $r_{xy} = 0.739$ для более глубоких слоев.

Интересно, что для рекультивированных участков подобная сопряженность не выявлена ($r_{xy} = 0.069$). Очевидно, здесь определяющими факторами снижения скорости минерализации являются дефицит доступного органического компонента в торфо-песчаной смеси и низкая заселенность ее микроорганизмами.

Таким образом, нефтяное загрязнение отрицательно сказывалось на интенсивности минерализации органического вещества в торфяных почвах. Процент подавления скорости минерализации при наиболее сильном загрязнении нефтью в верхних слоях достигал 75–80%. Довольно существенное замедление процесса наблюдалось в более глубоких горизонтах даже при небольшом присутствии нефти.

Важным моментом представляется высокая положительная корреляция между содержанием микромицетов и скоростью минерализации органического вещества в исследованных почвах ($r_{xy} = 0.732$). Это свидетельствует о том, что в качестве одного из вариантов оценки экологического состояния почвенных ценозов можно рассматривать скорость эмиссии CO_2 .

В эксперименте с искусственным внесением в почвенные образцы разных доз нефти (22,43 и 64%) был получен эффект снижения скорости минерализации органического вещества почвы микробным комплексом (рис. 31). Для того чтобы учесть двуокись углерода, поступающую в результате микробиологической трансформации углеродсодержащих субстратов, а не за счет компонентов нефтепродуктов, образцы с нефтью перед измерением CO_2 держали открытыми 3 сут для испарения летучих соединений. Наиболее явно различия (более чем в 3 раза) проявились в первую неделю инкубации – до 6 сут, позднее различия сглаживались.

При анализе структуры комплекса микроскопических грибов нефтезагрязненных почв необходимо учитывать влияние множества факторов: длительность воздействия нефтяного загрязнения на микобиоту, удаленность от источника загрязнения, проводимые рекультивационные работы, тип почвы.

Реакция микобиоты на загрязнение нефтепродуктами в *разных типах почв* заметно отличается. Микобиота торфяников выдерживала более высокие уровни загрязнения, чем подзолистые почвы. При этом микобиота минеральных горизонтов почв наименее устойчива, изменения микромицетного комплекса отмечаются уже при небольшом (2% и более) содержании нефтепродуктов в почве, тогда как в торфяниках в большинстве случаев изменения микобиоты отмечаются при более высоком (15% и

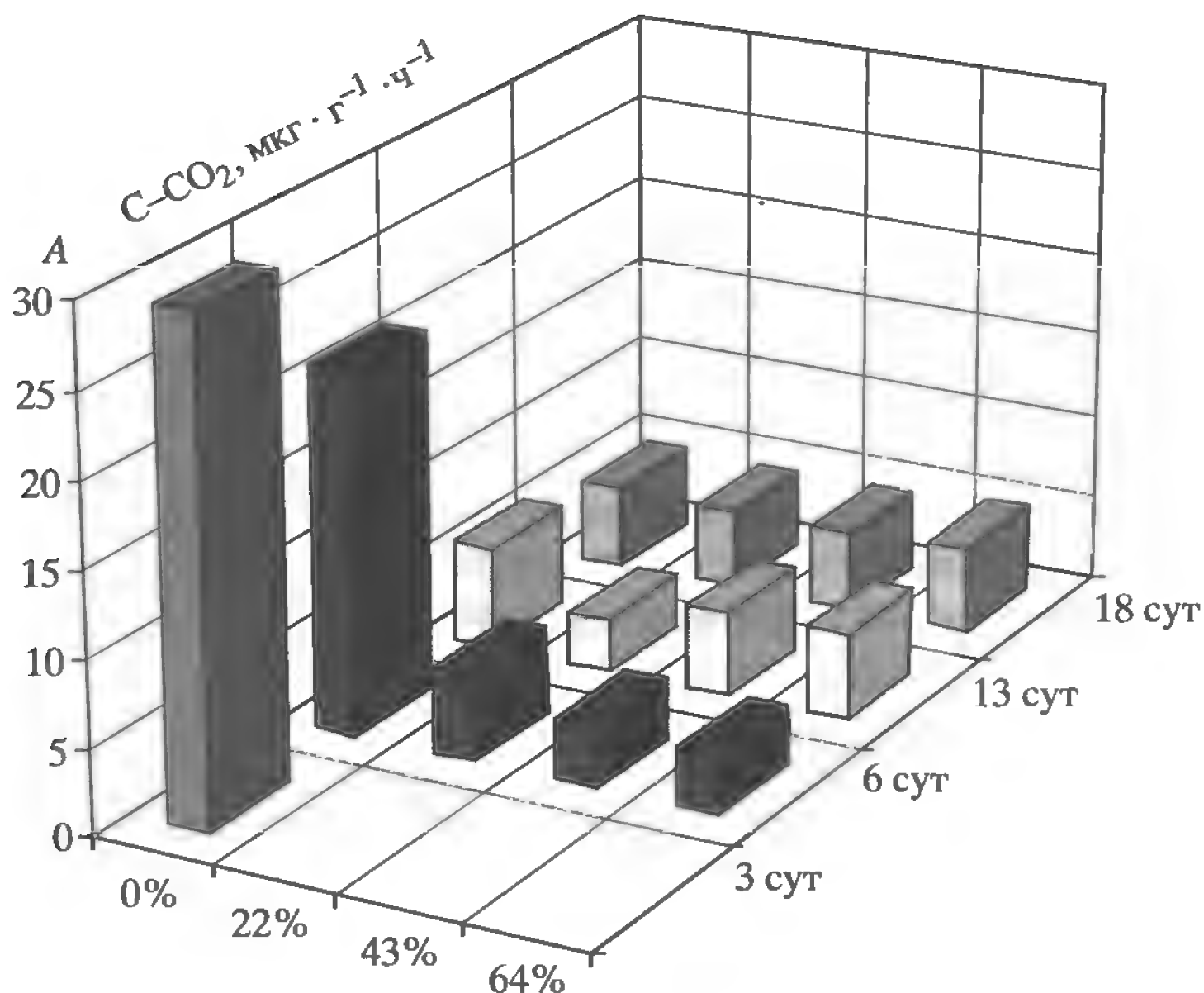


Рис. 31. Влияние разных доз нефти (0 – 64%) на эмиссию CO_2 (А) в образцах почв, содержащих комплекс почвенных микроорганизмов

более) содержанию нефтепродуктов. Отсюда следует, что шкала чувствительности сообщества почвенных микроорганизмов к тем или иным концентрациям нефти, предложенная В. Гузовым и соавторами (1989), не может быть универсальной. Представления о низком или умеренном загрязнении нефтепродуктами, соответствующие состоянию гомеостаза или стресса в микобиоте, можно получить путем экспертного анализа комплекса признаков с учетом целого ряда абиотических и биотических показателей окружающей среды.

По общей численности почвенных микромицетов можно характеризовать уровень загрязнения нефтью. Однако как отдельный показатель он пригоден лишь для характеристики крайней степени токсичности, когда развитие биоты полностью подавляется. Количественные пределы модификационного воздействия на видовую структуру грибных комплексов в условиях нефтяного загрязнения установить довольно сложно. В то же время отмечаются явные качественные изменения и замены в спектрах видов при разном уровне нагрузки.

Анализ ряда других микобиотических показателей (характер профильного распределения, длина грибного мицелия, числен-

ность грибных спор, жизнеспособность грибных структур и др.) показал, что эффективность их использования в целях биоиндикации нефтяного загрязнения в разных условиях неодинакова. Она в сильной степени зависит и от продолжительности воздействия, влияющего в свою очередь на фракционный состав поллютантов, от типа и влажности почв и связанной с этим скорости вымывания нефтепродуктов, характера рекультивационных мероприятий и множества других.

В целом анализ микологических показателей на уровне сообществ показал, что численность микромицетов может служить надежным показателем трансформации сообществ лишь при больших дозах нагрузки. Так же можно охарактеризовать информативность показателей богатства видов или родов для целей экологического контроля почв. По причине большой вариабельности с их помощью трудно выявить закономерные изменения в микобиотических комплексах при среднем уровне техногенной нагрузки, малополезными они оказываются при попытке установить определенные количественные градации воздействующих агентов. Существенно меньшей вариабельностью характеризуются показатели видового разнообразия. Достаточно надежными биоиндикационными признаками являются структурные компоненты биомассы, в частности морфобиологическая структура и доля меланизированного мицелия.

ГЛАВА 3

ОЦЕНКА БИОИНДИКАЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРИЗНАКОВ ГРИБОВ. УРОВЕНЬ ПОПУЛЯЦИЙ

Как известно, реакции на внешние условия в природных популяциях отдельных видов живых организмов проявляются раньше, чем изменения в сообществах и видовых ассоциациях.

Сообщества микроскопических грибов очень устойчивы к изменению экологических условий. Высокая резистентность к техногенным воздействиям характерна, в частности, для микобиоты почв. Она объясняется, во-первых, буферными свойствами почв (Почвенно-экологический мониторинг, 1994; Мотузова, 2000), а во-вторых, наличием в почвах большого пула микроорганизмов-дублеров, включая грибы, которые, согласно концепции Д. Звягинцева (1987), осуществляют одни и те же биогеоценотические функции при разных почвенных условиях. Поэтому необходимы значительные уровни воздействия для того, чтобы произошли заметные изменения состава микробных сообществ, в том числе и в грибном компоненте микробиоты (Микроорганизмы и охрана почв, 1989; Антропогенная экология микромицетов..., 1990; Дегра-дация и охрана почв, 2002). Тем не менее в экологических исследованиях биоиндикационного плана работы на уровне сообществ микроскопических грибов весьма популярны (Марфенина, Мирчинк, 1988; Лебедева, Канивец, 1991; Евдокимова, 1999; Кирцидели, 2002; Ананьева, 2003; и др.)

Экологические подходы к изучению природных популяций отдельных видов микромицетов менее разработаны. Отчасти это можно объяснить тем, что анализ популяций видов грибов на основе общих биоценотических принципов, которые позволили бы судить о путях и скорости процессов превращения грибного органического вещества и энергии в экосистемах, вообще затруднителен. Это связано с определенными методическими проблемами, в числе которых, в частности, невозможность вычленения из общих запасов биомассы микроорганизмов доли биомассы, принадлежащей популяции конкретного вида. Так же

сложно определить вклад отдельных видов в интегральные функции сообществ.

В экологических работах в качестве примера надпопуляционного уровня исследования грибов иногда рассматривают ассоциации видов. Такие так называемые ассоциативные системы низшего ранга выделяют в сообществах методом корреляционных плеяд П.В. Терентьева (Борисова, 1988; Жданова и др., 1990). По мнению В. Борисовой (1988), «строгая детерминированность и четкая корреляционная структура таких систем дают основания для их использования в мониторинге антропогенных воздействий на биоценозы и прогнозирования изменений в них». Кроме того, как показал анализ видовых плеяд в микобиоте гифомицетов лесной подстилки, этот подход позволяет дифференцировать экологические условия ненарушенных биогеоценозов разных типов (Борисова, 1988).

Под *популяциями* в данной работе понимается совокупность изолятов одного вида, объединенных общностью исследуемой территории. Соответственно *организмом* (или *индивидуумом*), называется изолят определенного вида, выделенный из природных объектов, а также коллекционная культура или лабораторный штамм. В других работах в зависимости от характера исследований понятие «индивидуум» может трактоваться как пропегула, особь, клон или генет.

Следует подчеркнуть, что изучение популяций отдельных видов микроскопических грибов является составной частью исследования всего сообщества, поскольку в первую очередь анализируются частота встречаемости и обилие видов относительно других компонентов грибного комплекса.

Традиционный метод выделения и изучения популяций микромицетов, как и целых сообществ – микробиологический посев на питательные среды. При таком подходе когда, по выражению Г. Заварзина (2004), «основной материал для исследования получен в традициях санитарно-гигиенической школы высевам на плотные среды для индикаторных организмов», анализ грибных популяций осложняется. Выделенные в культуру, многократно пересеваемые на питательной среде изоляты грибов могут терять характерные свойства и признаки, важные для дифференциации различий в условиях обитания.

Большая часть работ популяционного уровня связана с изучением морфологических, физиологических, кинетических и других признаков развития отдельных видов.

Расширение спектра методов, дополнение морфолого-культу-

рального описания структуры грибных сообществ более тонкими современными молекулярно-генетическими методами, несомненно, способствует прогрессу не только в эволюционно-филогенетических, но и экологических исследованиях популяций микромицетов.

3.1. Морфолого-культуральные признаки в дифференциации популяций

Понятие «морфолого-культуральные признаки» объединяет прежде всего многообразные особенности строения и окраски грибных колоний, растущих на твердых питательных средах. При определении морфолого-культуральных типов (МКТ) колоний принято использовать принципы описания колоний по Нигарду (Neegard, 1945) и классификацию морфологических мутантов *Neurospora* (Mishra, 1977). В числе морфологических признаков рассматривают наличие и характер воздушного мицелия, цвет, форму края и текстуру колоний, наличие и характер погруженного мицелия, распределение покоящихся структур и органов спороношения по площади колонии и другие. Для анализа МКТ грибных колоний используют бедные питательные среды (например, Чапек-агар), на богатых средах (сусло-агар и т.п.) различия часто сглаживаются.

Морфологические признаки трудно формализуются и на их основе сложнее проводить количественное изучение популяционной структуры. Но они позволяют проанализировать большие выборки грибов, получить большое количество данных для статистической обработки, кроме того, они весьма доступны для массовых исследований в микологических лабораториях (Дьяков, 1998).

3.2. Молекулярные признаки в дифференциации популяций

Современные технические возможности позволяют применить широкий спектр методов молекулярно-генетического и биохимического анализов в микологических исследованиях (Bridge, 2002).

Молекулярно-биологические методы в изучении разнообразия микроорганизмов имеют большие преимущества перед клас-

сическими микробиологическими методами: во многих случаях отпадает необходимость использования трудоемких процедур посева, культивирования и выделения чистых культур; при этом определяемое биологическое разнообразие значительно выше: становится возможным учет видов, которые не способны расти в лабораторных условиях, и др. (Torsvik et al., 1990, 1996; Булат, МIRONENKO, 1993; McVeigh et al., 1996; Chandler et al., 1997; Добровольская, 2002; Dawn, 2002; Duncan, Cooke, 2002; Rudavska et al., 2002).

Наиболее часто в экологии почвенных микроорганизмов используются следующие молекулярные методы:

1) изучение экстрактов ДНК из почвы при помощи методов реассоциации и дифференциального центрифугирования в градиенте цезия хлористого;

2) экстракция из почвы нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) с последующей амплификацией фрагментов рРНК при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР) и детальное изучение амплифицированных фрагментов разнообразными молекулярно-генетическими методами;

3) изучение популяций микроорганизмов *in situ* методом гибридизации с олигонуклеотидными маркерами (ДНК- и РНК-зондами), мечеными флуоресцентными красителями.

Число микробиологов, использующих эти методы, постоянно растет. Вместе с тем многие исследователи высказываются за полифазный подход к анализу популяций и сообществ микроорганизмов, при котором необходимо рациональное сочетание самых разных методов (Rondon et al., 1999; Kennedy, Gewin, 1997; Добровольская, 2002).

Широкое распространение при изучении структуры грибных популяций получили изоферментные спектры мицелиальных или споровых белков. На протяжении нескольких десятилетий метод электрофоретического разделения белков является эффективным способом установления различий в популяциях различных организмов (Левонтин, 1984). Суть этого метода заключается во фракционировании в геле (из полиакриламида, крахмала или агарозы) белков, экстрагированных из организмов, в электрическом поле в зависимости от размера и заряда молекул. Для визуализации отдельных фракций белков и ферментов проводят окрашивание специфическими красителями, после чего проводят анализ проявившихся полос и сопоставления спектров у разных объектов. Теоретические основы электрофореза белков и протоколы методик изложены во многих руководствах (Корочкин и др., 1977; Остерман, 1981; Davis, 1964; Tankley, Orton, 1983; Richardson et al., 1986).

3.3. Биоиндикационное значение популяционных признаков фитопатогенных грибов

Для экологического анализа на популяционном уровне сложной, но одновременно хорошо изученной является группа фитопатогенных грибов. Сложность эколого-популяционного изучения фитопатогенов обусловлена тем обстоятельством, что влияние многих внешних условий опосредовано растением-хозяином. Определенные изменения в окружающих условиях вызывают различного рода перестройки в популяциях фитопатогенных грибов, появление и накопление более вирулентных и агрессивных форм (D'yakov, Gorlenko, 1989; Дьяков, 1998).

Постоянное внимание к исследованию фитопатогенных грибов определяется практическим значением этой группы, поскольку они вызывают наиболее массовые и экономически важные болезни дикорастущих и культурных видов. В настоящее время для 3 тыс. видов культурных растений известно около 30 тыс. видов возбудителей болезней, среди них грибов более 25 тыс. (около 300 вирусов, 600 нематод, 2 тыс. видов бактерий) (Минеев, Ремпе, 1990).

Причины, по которым активизируется патологический процесс в фитоценозах, многообразны. Возникающие в окружающей среде стрессовые условия (засуха, засоление) могут влиять как на растения, так и на популяции паразитических видов. Разнообразные абиотические факторы – температура, влажность, освещенность, кислотность среды – регулируют эффективность заражения, влияя, с одной стороны – на физиологические процессы у грибов – прорастание спор, развитие мицелия, продукцию биологически активных веществ, а с другой, на степень восприимчивости растений – интенсивность дыхания, образование антибиотических веществ, раневой перидермы. (Campbell et al., 1985, цит. по: Дьяков, 1998). Другими словами, численность популяций фитопатогенных грибов находятся под контролем внешних условий.

Практический интерес к проблемам возникновения новых патогенов способствовал бурному развитию популяционно-генетических исследований грибов. Популяции фитопатогенных грибов на протяжении нескольких десятилетий представляют большой интерес с позиций микроэволюции и видообразования. Но это лишь одна сторона изучения популяций как элемента *генетико-эволюционного ряда (организм–популяция–вид–род–...–царство)*, одновременно популяции являются неотъемлемым звеном функ-

ционально-энергетического ряда (организм–популяция–биоценоз–биосфера) (Шилов, 2003). Все это в полной мере относится к фитопатогенным грибам.

При изучении популяций этой группы грибов эколого-ценотические аспекты рассматриваются нечасто. Причем, как правило, ценотическая роль фитопатогенных грибов характеризуется опосредовано через регуляцию развития растений-хозяев. Это вполне объяснимо, поскольку довольно сложно анализировать потоки и превращения вещества и энергии, интерпретировать вклад непосредственно грибной биомассы в эти процессы. Вместе с тем, по мнению Р. Харта (1987)', вредные организмы оказывают на агроэкосистемы влияние несоразмеримое с потребляемыми ими небольшими количествами энергии и вещества, контролируя различные источники информации, принимая решения и производя действия, оказывающие влияние на потоки энергии и вещества. В результате изменяется поведение других организмов и популяций, а также экосистемы в целом. Поэтому, как замечает автор, при переходе к экономически сбалансированному сельскохозяйственному производству жизненно важными для агроэкосистем являются экологические основы защиты растений.

С позиций биомониторинга экологических условий, выявления биоиндикационных признаков, пригодных для экологической оценки биотопов, популяции фитопатогенных грибов, предоставляют несомненный интерес. Изучение изменчивости популяционных признаков грибов, которые проводятся на материале, собранном в разных природно-климатических зонах и биотопах, расширяет возможности поиска важных для характеристики состояния окружающей среды микологических маркеров.

Специфической особенностью агроценозов, отличающей их от природных фитоценозов и почвенных экосистем, является менее выраженная неоднородность внешних условий. Исследование влияния неоднородности природных биогеоценозов и более стабильных условий в агроценозах на проявление биоиндикационных признаков грибов, на наш взгляд, также представляет определенный интерес.

В период с 1980–1987 гг. на кафедре микологии и альгологии МГУ под руководством проф. Ю.Т. Дьякова в соавторстве с аспирантами и стажерами проведены исследования популяций ряда фитопатогенных грибов. Спектр видов включал грибы, различающиеся трофической и биотопической приуроченностью, среди которых были *Pyricularia oryzae*, *Thielaviopsis basicola*, *Phytophthora infestans*, *Rhizoctonia solani*, *Bipolaris sorokiniana*, *Fusarium oxys-*

porum f. sp. *lini* и др., выделенные из разных типов субстратов и из разных географических регионов (см. табл. 1, рис. 3).

К анализу популяций выбранных видов были привлечены в основном три группы признаков: патогенность к растениям-хозяевам, морфолого-культуральные и биохимические (электрофоретические спектры изоферментов). В биохимических исследованиях применялся метод вертикального электрофореза водорастворимых мицелиальных белков в 7%-ном полиакриламидном геле (ПААГе) и буферной системе по Дэвису с последующим окрашиванием фермент-специфическими красителями (Корочкин и др., 1977; Терехова, 1988).

Анализ изменчивости морфолого-культуральных признаков и патогенности популяций исследованных видов микромицетов из разных природных местообитаний подробно изложен в опубликованных статьях (Дарага и др., 1985, 1991; Супрун и др., 1986; Можина и др., 1987; Назарова и др., 1987; Портянкин и др., 1988; Терехова, Рочев, 1989; Терехова и др., 1990).

Многие виды фитопатогенных грибов имеют однородную морфологию колоний. Вместе с тем простота изучения морфологических маркеров позволяет анализировать большие выборки, и во многих случаях МКТ являются более информативными по сравнению с другими признаками.

Так, у гриба *Fusarium oxysporum* особенности морфологического строения колоний (МКТ) были хорошими маркерами для выявления различий между сезонными и географическими популяциями (Гарифуллина и др., 1996). В биотопах с разным гранулометрическим составом почв отмечали различия в характере образования хламидоспор у *Fusarium oxysporum* и макроконидий у *Fusarium culmorum* (Шахназарова и др., 2002; Струнникова и др., 2004).

Популяции почвообитающего гриба *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* – возбудителя фузариоза льна подробно исследовали по ряду признаков (морфология – МКТ, электроморфы и патогенность) в агроценозах Белоруссии (Портянкин и др., 1988). Анализируемые популяции изолятов были выделены из очагов болезни льна, отстоящих друг от друга на разном расстоянии: с одного поля (100–200 м), с разных полей (10–20 км) и с полей из разных районов (100–200 км). Установлено, что по морфологическим признакам существует несомненная связь между коэффициентами сходства популяций и взаимным расстоянием очагов сбора популяций (табл. 24).

Очаги с одного поля всегда содержали идентичные по морфологии штаммы: из 14 выборок только для 4 пар показатель r был

Коэффициенты сходства популяций *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* по морфологическим (r) и изоферментным (I) характеристикам изолятов, выделенных из очагов болезни льна в Белоруссии (Портянкин и др., 1988)

Сравниваемые популяции (расстояние)	По МКТ		По изоферментам	
	число вы- борок	r	число вы- борок	I
С одного поля (100–200 м)	14	0.717	2	0.265
С разных полей (10–20 км)	13	0.325±0.02	5	0.566±0.089
С полей из разных районов (100–200 км)	—	—	8	0.438±0.139

ниже 1, тогда как для 13 популяций из разных районов республики только для двух пар коэффициент r был близок к единице. Отмечена приуроченность изолятов *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* с белой окраской колоний к южным областям республики. При этом, как в западных областях, практически не встречались грибы с кремовой окраской колоний. Установлено, что выделение в среду розового пигмента коррелирует с высокой патогенностью. Подобная связь у *Fusarium* между патогенностью и пигментацией обнаружена и в работах других авторов. Такое существование в определенных экологических нишах популяций со сходными МКТ объясняется высокой адаптивной ценностью морфологических признаков у этих микромицетов (Дьяков, 1998).

У другого почвообитающего гриба *Thielaviopsis basicola* на основании морфолого-культуральных типов колоний четко дифференцировались региональные популяции (степень сходства по МКТ $r_{\text{МКТ}} = 0.65$), тогда как по другим признакам различий было гораздо меньше (в частности, сходство по электроморфам изоферментов $r_{\text{иф}} = 0.98$) (Можина и др., 1987). Значительные различия между региональными популяциями по МКТ у почвообитающих грибов связывают с хорошей скоррелированностью морфологических признаков с адаптивными системами, способствующими выживанию в определенных условиях (Дьяков, 1998).

Мы проанализировали экологическую изменчивость биохимических маркеров (электрофоретические спектры молекул изоферментов) у ряда видов грибов, являющихся возбудителями опасных заболеваний растений.

Сравнение информативности морфолого-культуральных и биохимических признаков у фитопатогенных грибов с разными трофическими и биотопическими предпочтениями представляет, на наш взгляд, определенный интерес. Оказалось, что у видов с различающимся трофическим статусом биоиндикационная значимость этих двух групп признаков неодинакова. Для дифференциации условий обитания факультативных сапротрофов, развивающихся и в почве, и на растениях, лучшими маркерами являются морфологические, тогда как у грибов, развивающихся только на живых растениях, более информативными для характеристики экологических условий были спектры изоферментов.

Полученные в работе данные, а также опубликованные результаты других авторов позволили сравнить вариабельность признаков природных популяций микромицетов в естественных ненарушенных условиях обитания и в условиях антропогенной нагрузки.

Фитопатогенные грибы очень тесно связаны с питающим субстратом – растением-хозяином. Тем не менее даже на фоне прочной взаимной зависимости грибов и растений, микологические показатели отражают условия окружающей среды.

Удалось показать, что характер электрофоретических спектров изоферментов у многих видов грибов является достаточно информативным признаком для определения района происхождения изолята. Установлена взаимосвязь уровня изменчивости популяций микромицетов и гетерогенности условий обитания.

Далее подробнее рассмотрим качественные и количественные характеристики электрофоретических спектров ряда изоферментов из мицелия исследованных видов грибов.

3.3.1. Качественные различия в спектрах изоферментов

Метод популяционного анализа по изоферментным спектрам позволил разделить группы штаммов некоторых видов фитопатогенных микромицетов в зависимости от их зонально-географической принадлежности. Так, например, по типам спектров неспецифических эстераз можно было определить происхождение штаммов *Pyricularia oryzae* с рисовых плантаций Приморья или Краснодарского края, а по спектрам лактатдегидрогеназы (по числу и электрофоретической подвижности фракций) штаммы *Phytophthora infestans* из Прибалтики отличались от грибов, выделенных в Московской области.

У некоторых других видов микромицетов, в частности у *Phoma herbarum*, *Botrytis cinerea* (Пантелеймонова, 1986), столь очевидных различий не обнаружено. Гриб *Phoma herbarum* развивается в почве и воде, но при этом характеризуется широкими возможностями к паразитированию на растениях и животных. В наших исследованиях изучены популяции из водоемов Среднего Поволжья (озеро, река, водохранилище). При анализе около 100 изолятов полиморфизм в спектрах ни у одной из 6 исследованных ферментных систем не выявлен (Terekhova, 1994).

У *Botrytis cinerea*, по данным Т. Пантелеймоновой (1986), оказалось невозможным разделить популяции на основе спектров водорастворимых общих белков. Из 186 проанализированных изолятов 124 характеризовались уникальными спектрами. Сделан вывод о том, что географический и пищевой факторы мало влияют на формирование природных группировок гриба (Пантелеймонова, Дьяков, 1985).

3.3.2. Количественные изменения спектров изоферментов

Анализ количественных характеристик биохимических спектров включал частоту встречаемости фракций, уровень полиморфизма и стабильность.

В ходе комплексного анализа природных популяций *Pyricularia oryzae* – возбудителя пирикулярриоза риса, у нескольких сотен изолятов из старого (Приморье) и нового (континентального – Краснодарский край) районов рисосеяния подробно исследовались вариации в спектрах изоферментов (Дарага и др., 1985; Дарага, Терехова, 1986, 1987; Дарага и др., 1988).

На основе сравнения спектров и анализа частоты встречаемости фракций нескольких ферментных систем дана оценка различий между популяциями *P. oryzae* из географически удаленных районов по Нею (Nei, 1972).

Оказалось, что у *P. oryzae* дистанция Нея (D_{Nei}), отражающая степень различия по молекулярно-генетическим маркерам, между региональными популяциями из Приморья и Краснодарского края больше, чем между локальными популяциями (выборками из разных районов) внутри каждого региона. При этом соответственно величина, обозначающая генетическое сходство (генетическая идентичность – I_{Nei}), между региональными популяциями была меньше, чем между локальными (табл. 25).

Аналогичное явление характерно и для *Phytophthora infestans* – различия по электрофоретическим спектрам между региональными

Различия в популяциях микромицетов на основе частоты встречаемости фракций в изоферментных спектрах

Грибы	Сравниваемые коллекции штаммов		D_{Nei}	I_{Nei}
<i>Pyricularia oryzae</i>	Региональные	Приморский край – Краснодарский край	0.265	0.77
	Локальные	Районы Приморского края	0.219	0.80
		Районы Краснодарского края	0.137	0.87
<i>Phytophthora infestans</i>	Региональные	Эстония – Московская обл.	0.315	0.73
	Локальные	Сорт Любимец, 1980–1983	0.072	0.93
		Сорт Любимец – сорт Лорх	0.139	0.82
<i>Thielaviopsis basicola</i> (факультативный патоген)	Региональные	Краснодарский край – Московская обл.	0.019	0.98
		Туркмения – Московская обл.	0.019	0.98
		Туркмения – Краснодарский край	0.009	0.99
	Локальные	Районы Московской обл.	0.099	0.90
			0.022	0.97
			0.015	0.98
		Районы Краснодарского края	0.030	0.97
			0.045	0.96
			0.022	0.97

ми популяциями (выборки Эстония – Московская область) были больше (D_{Nei}), чем между локальными популяциями (Супрун и др., 1986).

Интересно, что рассматриваемый признак частоты встречаемости идентичных фракций однако не был эффективным для разделения популяций из удаленных регионов у *Thielaviopsis basicola*, относящегося к иной эколого-трофической группе организмов – факультативных сапротрофов (Можина и др., 1987).

Высокий уровень полиморфизма популяций отражает приспособленность видов к гетерогенным условиям среды обитания. Исследования показали, что уровень гетерогенности популяций фитопатогена из Приморья, сформировавшихся в более нестабильных природно-климатических условиях (с более резкими колебаниями температуры, влажности и т.п.), выше в сравнении с

**Уровень полиморфизма изоферментных спектров в потомстве субклонов
P. oryzae из разных эколого-географических зон**

Ферменты	Краснодарский край		Приморский край	
	число штам- мов	частота поли- морфных фракций, h_p	число штам- мов	частота поли- морфных фракций, h_p
Эстеразы	34	0	36	0.87
ЛДГ	37	1.0	42	1.0
СОД	37	0.43	42	0.40
6-ФДГ	44	0.43	—	—
МДГ	23	0.38	—	—
ОБ	7	0.50	30	0.92
h_p среднее	—	0.46	—	0.78

континентальными популяциями из Краснодарского края (Дарага и др., 1985, 1988; Дарага, Терехова, 1986, 1987).

По нашим данным, популяции *P. oryzae* из Приморья имели более высокую по сравнению с краснодарскими частоту варьирующих, редких и уникальных фракций водорастворимых белков и ряда изоферментов – неспецифических эстераз, лактатдегидрогеназы и супероксиддисмутаза (табл. 26).

Более высокий уровень природного белкового полиморфизма в Приморье отражался на внутриклональной изменчивости *P. oryzae*. По белковым и изоферментным электрофоретическим маркерам у штаммов из Приморья частота полиморфных фракций в субклоновом потомстве выше ($h_p = 0.78$) по сравнению с грибами из Краснодарского края ($h_p = 0.46$) (табл. 27).

Таким образом, в субклоновом потомстве грибов из Приморья в отличие от грибов из континентального региона Краснодарского края стабильность спектров была ниже.

Нестабильность спектров оказалась хорошим маркером и при анализе популяций *T. basicola* – факультативного патогена многих культурных растений.

Популяции *T. basicola* были выделены из различающихся по почвенно-климатическим условиям регионов – Туркмении, Краснодарского края и Московской области. Гриб является факультативным паразитом, полифагом, вызывает черную корневую гниль многих растений. Популяции этого вида исследовали по частоте встречаемости определенных культурально-морфологических типов колоний, скорости роста штаммов, числу гетерокариотических изолятов и др. (Можина и др., 1984а,б).

Оказалось, что штаммы из Московского региона (где наибольшая амплитуда варьирования природно-климатических факторов и разнообразнее типы субстрата) были более вариабельными по этим признакам, а штаммы из Туркмении – наименее.

При более резких колебаниях параметров среды обитания (климатических сезонных и других) отмечен наивысший уровень внутрипопуляционного разнообразия по полиморфным фракциям водорастворимых белков (московская популяция), в то время как в более стабильных условиях – наименьший (туркменская) (Можина и др., 1986). Таким образом, признак наибольшей белковой изменчивости отражал большее разнообразие почвенно-климатических условий и более широкий спектр питающих растений в Московском регионе, а в иных почвенных условиях (Туркмения, Краснодарский край), характеризующихся меньшей амплитудой варьирования природно-климатических факторов и менее разнообразными типами субстрата, изменчивость популяций существенно ниже.

Этот же феномен наблюдался и при анализе некоторых МКТ и физиологических параметров. Так, при оценке варьирования скорости роста колоний в зависимости от температурных условий выяснили, что для туркменской популяции (зона жаркого климата без резких перепадов температур) характерна наименьшая изменчивость по температурной чувствительности, а температурный оптимум, при котором наблюдалась минимальная вариабельность культуральных признаков – +28 °С и +24 °С. В подмосковной популяции температурный режим оптимума находился у отметки +21 °С, а вариации по чувствительности к температуре были выражены сильнее. Эти различия можно трактовать как функциональную адаптацию популяций микромицета к сезонной динамике температур в соответствующих географических регионах, не отраженную еще на генетическом уровне.

Сравнение экологической информативности морфологических и генетических признаков в популяциях *Fusarium oxysporum* показало, что вариабельность КМТ в сходных условиях значительно ниже по сравнению с генетическим полиморфизмом ДНК-фрагментов (Булат и др., 1996) или генами вегетативной несовместимости (Гарифуллина и др., 1996). Не выявлены достоверные различия и по электроморфам белков и изоферментов в наших исследованиях популяции возбудителя фузариоза льна в Белоруссии (Портянкин и др., 1988).

Существенное влияние экологического фактора на характер изменчивости популяций выявилось при изучении гриба *Botrytis cinerea* – возбудителя серой гнили клубники и многих других

овощных, плодово-ягодных и декоративных культур. Выборки из сходных экологических условий по целому ряду признаков (интенсивность спорообразования, скорость роста, наличие и размер склероциев, текстура и окраска колоний и др.) имели низкие индексы различия. Выборки гриба *B. cinerea* в лесу были более разнообразными, чем на промышленной плантации и в саду. Как известно, вариабельность экологических факторов в природных экосистемах выше, чем в агроценозах. С увеличением гетерогенности внешних условий в направлении промышленная плантация – частный сад – лес увеличивалось и разнообразие в выборках гриба.

Снижение разнообразия некоторых фенов в условиях города и прилегающих к нему районов, как полагают авторы, обусловлено сравнительно низкой концентрацией восприимчивых к грибу растений и повышенной загрязненностью атмосферы (Пантелеймонова, Дьяков, 1985).

Таким образом, полученные нами данные, а также опубликованные ранее результаты других авторов позволили сравнить вариабельность признаков природных популяций микромицетов в естественных ненарушенных условиях обитания и в условиях антропогенной нагрузки.

Многие популяционные признаки микромицетов являются, по сути, маркерами, индицирующими состояние экосистем. Изменения природных условий, как и антропогенные воздействия, отражаются на грибном компоненте биоты в виде качественных вариаций признаков или изменений частоты отдельных фенов и фенокомплексов в популяциях.

Есть основания полагать, что информативность морфолого-культуральных и молекулярно-генетических (электроморфы белков) признаков у фитопатогенных микромицетов зависит от трофического статуса грибов. Биоиндикационная значимость молекулярно-генетических маркеров у облигатных биотрофов (*Pyricularia oryzae*, *Phytophthora infestans*) выше, чем у факультативных сапротрофов (*Thielaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum*, *F. graminearum*, *Botrytis cinerea*). При этом у первой группы менее информативными для разделения географически удаленных популяций оказались морфологические и физиологические признаки, которые имели больший вес при экологическом анализе популяций факультативных сапротрофов.

ГЛАВА 4

БИОТЕСТИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ПРИРОДНЫХ СРЕД ПО РЕАКЦИИ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР ГРИБОВ. ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ

Согласно биотической концепции контроля качества окружающей среды, базовым элементом в иерархии уровней прикладной экологии является биологическая диагностика.

Биодиагностика как система методов анализа трансформации экосистем состоит из двух блоков – биоиндикации и биотестирования (рис. 32) (Садыков, 1991). Такое разделение представляется весьма целесообразным. Первый блок методов – *биоиндикация* – включает регистрацию изменений в естественных биотопах при помощи признаков *сообществ* и *популяций* живых организмов, второй – *биотестирование* – объединяет методы лабораторной оценки экологической токсичности природных сред и объектов по характеристикам отдельных тест-культур с известными и поддающимися учету признаками.

Биоиндикационные методы используются в разноплановых экологических исследованиях как практического, так и теоретического характера (Гельцер, 1986; Криволуцкий, 1994; и др.). Регистрация изменений природных условий при помощи признаков сообществ и популяций разных групп живых организмов составляют основу биодиагностики.

Следует отметить, что понятие «биоиндикация» иногда сужают, имея в виду лишь анализ воздействия антропогенных факторов (Криволуцкий, 1994).

Второй блок методов биодиагностики, представляющий собой лабораторное биотестирование, позволяет установить токсичность природных сред и объектов в режиме «опережения» до ее проявления на ценотическом уровне.

Удачную, на наш взгляд, аналогию экодиагностике, биотестированию и биоиндикации природных комплексов с соответствующими элементами системы здравоохранения приводят в своей работе Е. Воробейчик и соавторы (1994). Для повышения на-

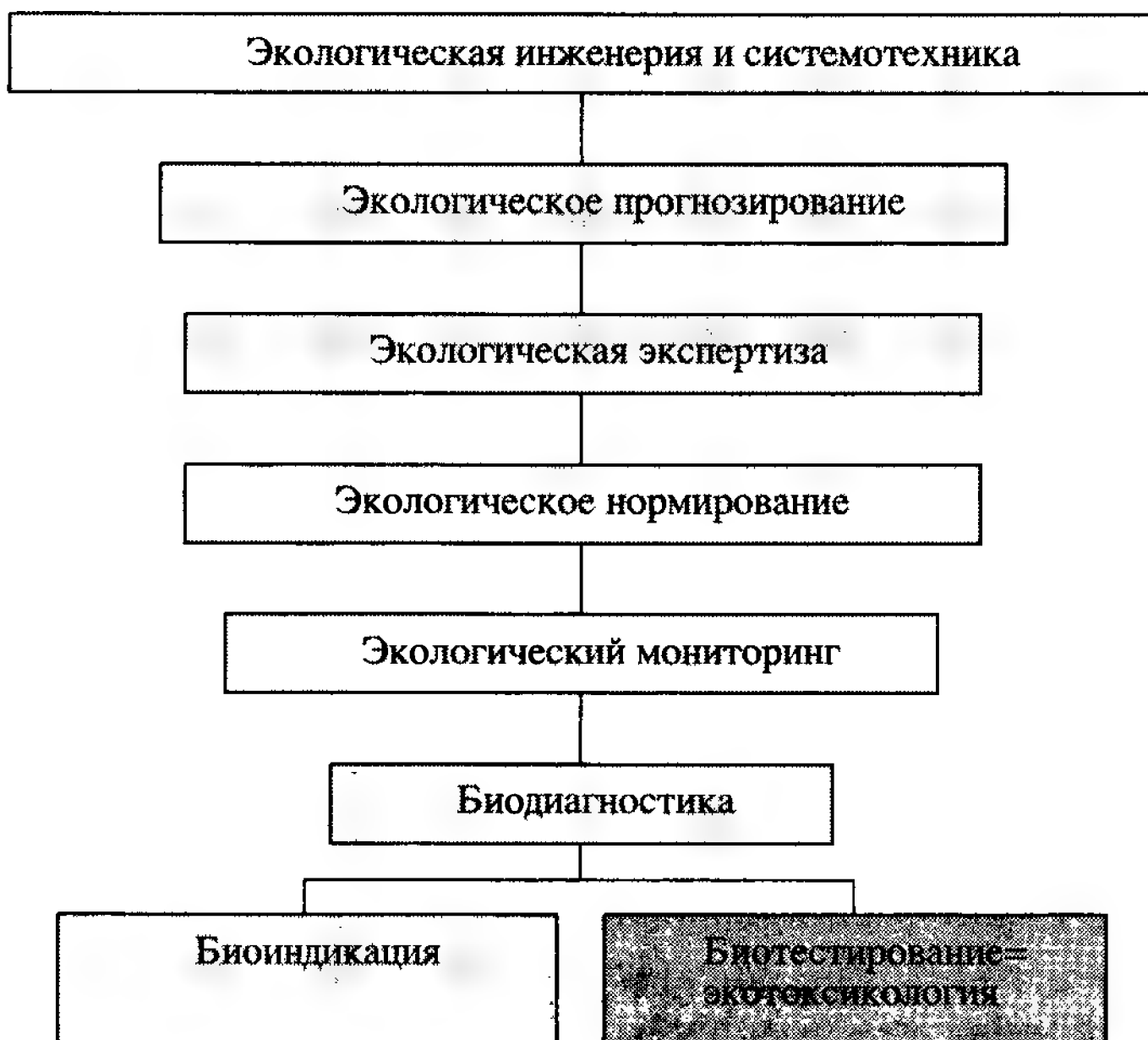


Рис. 32. Соподчиненность иерархических уровней прикладной экологии

дежности диагноза необходимы всесторонние обследования объекта разными «врачами» – ботаниками, зоологами, микробиологами и другими более узкопрофильными специалистами, констатация наличия или отсутствия явных симптомов. Помимо этого, для полноты заключения и принятия решения о диспансеризации «больного» (или о рекомендации к постоянному мониторингу) требуются результаты лабораторных биохимических тестов. Таким образом, дополняя данные биоиндикационных исследований, результаты биотестирования повышают объективность «диагноза» экологической системе.

В экологической оценке качества природных сред (воды, почвы, донных осадков) методами биотестирования используются живые организмы разных систематических групп. Подсчитано, что в биотестировании находят практическое применение 145 тест-объектов и анализируются 4650 тест-реакций (Руссо, 1986).

Во многих странах мира (Франции, ФРГ, Швеции, Англии, Швейцарии, Индии, Японии и др.) биотестирование качества объектов закреплено законодательными государственными актами и стандартами, регламентирующими качество среды. Так, например, в Англии, Австрии, Венгрии, Польше, США действует

более 40 соответствующих стандартов как общего назначения, так и на конкретные методы тестирования воды.

Методы биологического тестирования находят широкое применение и в России. Наибольшее число биологических нормативов разработаны и действуют в области охраны водных ресурсов и водной токсикологии. Пополняется биологическими стандартами природоохранная нормативная база в областях охраны земельных ресурсов и обращения с твердыми промышленными отходами. Так, в дополнение ко многим санитарно-гигиеническим законодательным актам, существующим в этой сфере, методы биотестирования рекомендованы для оценки экологической токсичности почв и опасных отходов (Критерии отнесения опасных отходов..., 2001).

Принципы и методы биотестирования экологической токсичности природных сред наиболее разработаны в гидробиологических исследованиях (Строганов, 1976; Stroganov et al., 1985; Филенко, 1988). Многие гидробионты рекомендованы для оценки качества наземных объектов (Жмур, 1997; Определение токсичности..., 2001а, б, в) и применялись в сравнительных экспериментах в данной работе (Yakovlev et al., 2000; Краюшкина и др., 2000; Рахлеева и др., 2001; Rakhleeva et al., 2001; Тюменцев и др., 2001; Voronina et al., 2001; Dolbneva et al., 2002; Voronina, Terekhova, 2003; Terekhova et al., 2004).

Широкое использование гидробионтов в стандартных тест-системах при экологическом контроле водных и наземных экосистем (Филенко, Исакова, 1983; Крайнюкова, 1988; Филенко, 1989; Жмур, 1997) обусловлено целым рядом объективных и субъективных причин. Исторически сложилось так, что вода была первым лимитирующим экологическим фактором развития цивилизации. Развитая система водоохраных норм и правил ведения хозяйственной деятельности сложилась гораздо раньше, чем в других сферах. Это способствовало лучшему развитию гидробиологических исследований. Важным фактором успеха и продвинутости биологических методов контроля в гидробиологии является большая, в частности, относительно почв, гомогенность водной среды. В 1984–1985 гг. в СССР была проведена аттестация около 40 методов биотестирования и их модификаций с использованием широко распространенных в воде организмов разного систематического положения: бактерий, актиномицетов, водорослей, простейших, беспозвоночных (мелких ракообразных, гидр, пиявок, двухстворчатых моллюсков), рыб, а также ферментативных препаратов. На основании апробации было рекомендовано использовать для первоочеред-

ного применения 15 методов биотестирования, среди которых наиболее перспективными были признаны мелкие ракообразные, водоросли, рыбы, имеющие короткий жизненный цикл (Итоги..., 1986). С учетом выводов специальной комиссии был подготовлен нормативный документ «Методическое руководство по биотестированию воды» (1991), рекомендованный для природоохранных органов и водопользователей. В качестве тест-организмов в этом руководстве рекомендованы зеленые протококковые водоросли – сценедесмус (*Scenedesmus quadricauda* Turp. Breb.) и хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer.), среди беспозвоночных животных – мелкие ракообразные – дафнии (*Daphnia magna* Straus.) и цериодафнии (*Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg), рыбы – гуппи (*Poecilia reticulatus* Peters) и данио (*Brachydanio rerio* Hamilton-Buchanan). Все они сейчас используются в практической работе, за исключением рыб.

В «Методическом руководстве...» (1991) регламентируется процедура биотестирования и предусматривается выявление токсичности воды по проценту гибели тест-организмов в ограниченном интервале времени относительно контроля.

Так как чувствительность организма со временем по разным причинам может меняться, то рекомендована «калибровка» тест-культуры с помощью токсиканта сравнения (например, бихромата калия). Пригодными для использования в биотестировании тест-системы признаются в том случае, если концентрация токсиканта сравнения, вызывающая 50%-ный эффект за определенное время (24 или 48 ч), не выходит за пределы фиксированного (установленного конкретной методикой) диапазона.

Лабораторное биотестирование представляется перспективным подходом при определении интегральной меры нагрузки не только на водные, но и на наземные экосистемы (Гельцер, 1986; Пожаров и др., 1988; Покаржевский, Крайнюкова, 1988; Остроумов, 1990; Криволуцкий, 1994). Однако использование гидробиологических методик и анализ водных экстрактов твердых веществ не обеспечивают объективности анализа при определении экологической токсичности почв. Очевидно, что в целях повышения надежности биотестирования почв как полифазного объекта следует шире использовать тест-системы с участием почвообитающих организмов, которые способны реагировать не только на водную фазу (водную вытяжку), а на почву как единое тело. Наряду с другими педобионтами некоторые виды грибов, на наш взгляд, могли бы найти применение в биотестировании почв, грунтов, донных осадков и т.п.

В некоторых широко распространенных стандартных тестах микроорганизмы уже используются. В частности, метод бактериальной биолюминесценции рекомендуется некоторыми исследователями как один из перспективных методов оценки экологической токсичности в разных средах (Danilov et al., 1989; Kross et al., 1992; Karuppiah, 1997; Ruiz, 1997).

Люминесцентные бактерии обладают уникальной способностью реагировать на присутствие в среде различных химических соединений. Реакция подобных биосенсоров на действие токсиантов заключается в снижении интенсивности свечения. Люминесцентные бактерии оптимальным образом сочетают в себе различные типы чувствительных структур, ответственных за регенерацию биоповреждения (клеточная мембрана, цепи метаболического обмена, генетический аппарат) с экспрессностью, объективным и количественным характером отклика целостной системы на интегральное воздействие ксенобиотиков. Это обеспечивается тем, что люминесцентные бактерии содержат фермент люциферазу, осуществляющий эффективную трансформацию энергии химических связей жизненно важных метаболитов в световой сигнал на уровне, доступном для экспрессных и количественных измерений (Danilov et al., 1989). Этот тест рекомендован к анализу и водных проб, и проб, содержащих твердую фракцию.

Совместно с лабораторией биологически активных соединений Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова методом биолюминесценции оценивали токсичность почвенных образцов. Исследования проводили на модифицированной тест-системе «Эколюм» с использованием биосенсоров на основе генно-инженерных штаммов *E. coli* клонированных в них *Lux*-оперонами. Изменение в интенсивности свечения через определенный период инкубации, согласно методике, свидетельствует о токсичности образцов (Данилов и др., 1997).

В одной серии экспериментов анализировали искусственно загрязненные нефтью образцы верховых торфяников, взятые из двух горизонтов (T_0 и T_2). Несмотря на высокое содержание нефти (22, 43, 64%), результаты оказались противоречивыми и не позволили выявить какие-либо определенные закономерности. В большей части загрязненных образцов токсичность обнаружена не была, за исключением образцов из горизонта T_2 с добавлением 22 и 64% нефти, причем в варианте с 43% нефти токсичность также не выявлена, а в варианте с максимальным содержанием (64%) нефти она была обратимой.

Известно, что чувствительность разных биотестов во многих случаях довольно сильно различается. Именно по этой причине для официального заключения об уровне экологической токсичности требуется анализ не менее чем на двух тест-организмах из разных таксономических групп (Критерии отнесения..., 2001).

На основе проведенного в данной работе эспресс-тестирования и выявленного некоторого противоречия в ответной реакции на загрязнение отдельных почвенных образцов в целом нельзя исключать токсическое действие нефти и продуктов ее деградации. Одно из возможных объяснений неоднозначности полученного эффекта может быть следующим. Образцы из разных горизонтов торфа имели определенные различия в видовой структуре микобиоты (Терехова, Семенова 2001; Terekhova, Semenova, 2002). Не исключено, что там, где обнаружена токсичность, она обусловлена селекцией отдельных грибных штаммов с высокой метаболической активностью. Накопление большого количества биологически активных, в том числе и антибиотических, веществ, что нередко бывает при селективном развитии штаммов микроскопических грибов на углеводородах нефти (Билай, Коваль, 1989), могло оказать определенное воздействие на метаболизм бактериальных клеток.

В другой серии анализов тестировали токсичность образцов датированных почв, отобранных на территории Гнездовского археологического комплекса (Смоленская область), возраст которого насчитывает не менее двух тысячелетий. Образцы с мест древних поселений длительно подверглись воздействию антропогенных факторов. В нативных образцах не обнаруживалась активность микробиоты в отношении минерализации органического вещества. Однако первоначально сделанное предположение о токсичности образцов палеопочв в эксперименте не подтвердилось: их тестирование с помощью люминесцентных бактерий не показало достоверных отличий от «фоновых» почв по исследуемому показателю (Дроздова и др., 2001). Согласно методике, токсичными следует считать образцы, которые подавляют люминесцентное свечение биосенсора не менее чем на 20%. В данном случае практически все значения были ниже. Лишь для одного из образцов (средней части культурного слоя Гнездовского поселения, на глубине 30–40 см) наблюдалось подавление на 22%. Однако реакция была обратимой, токсический компонент оказался нестойким и через 15 мин инкубации терял свою активность в отношении биосенсора. Интересно, что испытанный на этих же образцах тест с грибами – интродуцированными в почвы чистыми культурами микромицетов, показал четкие различия между

«фоновыми» и погребенными почвами по функциональным показателям – скорости минерализации органического вещества (Дроздова и др., 2001).

Это подтверждает необходимость проведения тест-анализа на разных группах организмов (Критерии отнесения..., 2001).

Что касается биOLUMИнесцентного тестирования, то сообщается, что весьма успешное его использование осуществляется при выявлении ингибирующего действия лекарственных препаратов, спиртов, тяжелых металлов (Danilov et al., 1989).

В последние годы разработаны экспрессные высокочувствительные методики обнаружения гидролитической активности, которые могут быть использованы для оценки качества и самоочищающей способности среды. Они находят широкое применение в экологической оценке как водных (Корнеева и др., 1990; Корнеева, Артемьев, 1994; и др.), так и наземных экосистем (Ростовщикова, Корнеева, 1999; Тропина, 2001; Корнеева, 2002; Корнеева и др., 2002).

Методы позволяют определить величины максимальных потенциально возможных протеазной и амилалитической активностей в исследуемой среде, по которым можно рассчитать кинетические параметры деструкции биополимеров, в частности v_1 – эффективную скорость гидролиза первого порядка по субстрату, а также оценить время оборачиваемости биополимера (t , ч) в исследуемой экосистеме.

Кинетические показатели ферментативной активности в экстракте почв являются прямой оценкой высокоэффективной скорости разложения органических биополимеров. Высокие концентрации органического вещества и низкие скорости его трансформации приводят к заморным явлениям в природных средах. В связи с этим при высоком содержании органических веществ их следует рассматривать как загрязнители. Ферментативный анализ позволяет оценить качество среды и ее способность к самоочищению, т.е. оценить эффективность процессов, направленных на снижение содержания загрязняющих веществ до уровня, не представляющего угрозы для функционирования экосистемы (Скуратов, 1994).

На основе гидролитических ферментов (Корнеева, 1990, 2000; и др.) были разработаны тест-системы для оценки влияния консервативных загрязняющих веществ (Скуратов, 1994). Наличие загрязняющих веществ выявляется по их способности подавлять ферментативные процессы. Время оборачиваемости субстрата-биополимера в исследуемой среде в присутствии фермента тест-системы служит показателем качества среды.

Эти методы высокочувствительны и не требуют значительных объемов образца. Выполняются сериями по типу скрининга (30–60 образцов) с использованием традиционного оборудования, применяемого в биохимических лабораториях. Как методы интегральной оценки экологических особенностей разных типов почв они представляют особый интерес для установления взаимосвязей между структурными и функциональными показателями развития биоты, в первую очередь для исследования представителей блока микродеструкторов органического материала в почвенных экосистемах.

В данной работе совместно с лабораторией химии океана Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН предпринята попытка оценить качество почв на основе описанных методов определения гидролитических ферментов. Исследовались протеазная и амилазная активности в водных вытяжках образцов почв – подзолах с нефтяных месторождений Западной Сибири, в разной степени загрязненных нефтепродуктами и солями.

В результате определения ферментативной активности в водных вытяжках образцов почв установлено, что тест характеризуется высокой чувствительностью к избыточному засолению почв, но не всегда легко интерпретируются результаты при нефтяном загрязнении. Так, при 20%-ном содержании нефти в верхних горизонтах почвы (0–15 см) ферментативная протеолитическая активность (ПА) варьировала в пределах 8–154 ф. ед./л, а время оборота азоказеина (t) в присутствии трипсина от t 9.3 от 22 ч, что, согласно методике (Корнеева, 2000), соответствует оценке качества пробы в пределах «условная норма – грязная». Тогда как при моделировании избыточного засоления пластовыми водами сочетание исследуемых показателей ПА (пределы колебаний 98–336 ф. ед./л) и время оборота азоказеина – t (пределы колебаний 23 – > 50 ч) пробы оценивались как грязные или очень грязные. Вероятно, это связано с тем, что нефть стимулирует развитие нефтеокисляющих микроорганизмов (Киреева и др., 2001) и продуцируемые ими гидролитические ферменты компенсируют теоретически возможное подавление процессов деструкции органических соединений и самоочищения почв.

Рассмотренные методы, первоначально разработанные для биотестирования водных сред и адаптированные к анализу почв, очевидно, требуют, по крайней мере уточнения пределов чувствительности в зависимости от типа загрязнителей.

В микологических работах имеются богатый экспериментальный материал и определенные предпосылки к созданию чувствительных тест-систем.

Реакции на антропогенное воздействие на разных стадиях жизненного цикла почвенных микроскопических грибов подробно изучались О. Марфениной и ее учениками (Марфенина, Иванова, 1998; Ivanova, Marfenina, 1996, 1998; Кулько, Марфенина, 1998, 1999; Григорьев, 2003). Показаны изменения в сроках и уровне прорастания спор, скорости роста и морфометрических показателях грибного мицелия (толщины, септированности), нарушения процессов дифференциации мицелия, темпов спорообразования, частоты появления покоящихся структур, продолжительности отдельных стадий жизненного цикла.

Подобные явления описаны в многочисленных публикациях и других авторов (Упитис, Пакалне, 1970; Скворцова, Якушкина, 1982; Сизова, Бабьева, 1986; Reeslev, Kjoller, 1996; Блиннохватов и др., 2000; Лавинскайте, 2002; Ребрикова, Дмитриева, 2002, Морозова, 2003; Берестецкий, Пархоменко, 2004; Cuero et al., 2003; и др.). В них охарактеризованы морфологические, физиологические и биохимические изменения признаков многих видов грибов на разнообразные воздействия.

В биотестировании показателем токсического действия служит степень изменения определенных параметров живых систем, которая фиксируется различными методами. Это могут быть биохимические, биофизические методы, разные виды микроскопии, визуальный подсчет.

Так, в частности, в наших исследованиях с помощью метода газовой хроматографии выявлено нарушение деструкционной активности микроорганизмов под влиянием нефтепродуктов (Терехова и др., 2001). При световом микроскопировании показаны изменения под воздействием солей тяжелых металлов и нефтепродуктов в характере прорастания спор у ряда микромицетов (*Phoma* spp., *Fusarium oxysporum*, *Stemphylium* sp., *Trichoderma harzianum*, *Penicillium frequentans*, *Mucor racemosus*) (Терехова, Швед, 1994; Терехова и др., 2002). Методом люминесцентной микроскопии с применением специфического красителя установлена трансформация морфобиологической структуры биомассы микроскопических грибов под влиянием отходов производства минеральных удобрений (Терехова, 2003). Методом посева на плотные среды присутствие поллютантов можно контролировать по изменению радиальной скорости роста колоний микромицетов (виды родов *Phoma*, *Fusarium*, *Thielaviopsis*) (Можина и др., 1988; Терехова, Швед, 1991). При культивировании в жидких средах влияние токсичных веществ контролируется по накоплению биомассы (Терехова, Семенова, 1992). Присутствие тяжелых металлов в среде культивирования отражает-

ся на электрофоретических спектрах мицелиальных изоферментов (Terekhova, 1996).

Эти и ряд других методических приемов и микобиотических параметров могут свидетельствовать об изменениях в метаболизме микромицетов, которые проявляются на уровне исследования чистых культур грибов.

По экологической и биологической значимости исследуемые показатели не равнозначны. На практике наиболее распространенными методами биотестирования являются такие, в которых фиксируются, главным образом, интегральные параметры – показатели выживаемости, роста, плодовитости тест-организмов (Филенко, 1989).

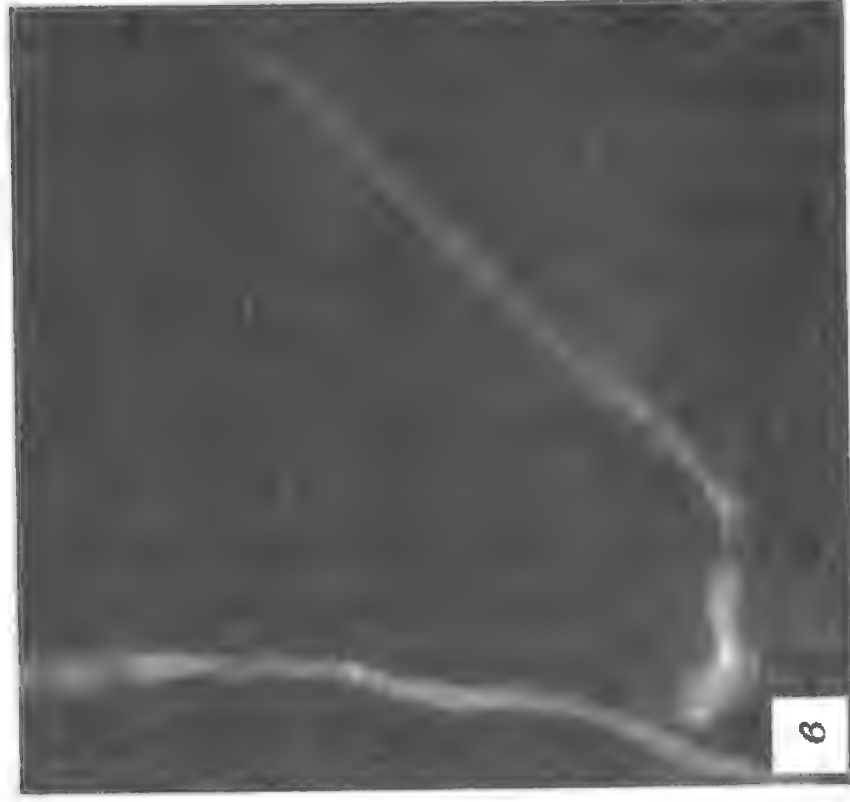
Процедура биотестирования предъявляет определенные требования к тест-организмам. Во-первых, для целей экотоксикологического анализа следует подбирать культуры, которые без особых усилий могут поддерживаться в лабораторных условиях. Во-вторых, следует отдавать предпочтение легко регистрируемым показателям.

С этих позиций заслуживает внимания *Fusarium oxysporum*, который наряду с другими видами микромицетов исследовался в наших экспериментах с разными поллютантами (тяжелые металлы, нефть и нефтепродукты, избыточное засоление, воздействие отходов фосфогипса). Микологическое тестирование ряда образцов проводилось параллельно с анализом экологической токсичности по стандартным методикам с применением *Paramecium caudatum*, *Daphnia magna*, *Scenedesmus quadricauda* (Определение токсичности..., 2000, 2001а,б,в).

4.1. Прорастание спор и развитие проростков

Грибы рода *Fusarium* относятся к широко распространенным и относительно легко культивируемым на стандартных искусственных питательных средах микромицетам. Замечено, что они достаточно чувствительны к условиям питания, но, благодаря наличию хламидоспор, способны переживать неблагоприятные воздействия. Помимо устойчивых к стрессовым факторам хламидоспор (спор с утолщенной оболочкой), фузариум в массе продуцирует микроконидии – споры, посредством которых в основном и происходит его расселение. Эти споры без утолщенных стенок, как пра-

Рис. 33. Планшет для
инкубации спор (а) и
споры (микроконидии)
Fusarium oxysporum че-
рез 5–18 ч прорастива-
ния в тестируемом рас-
творе (б–д)



вило, одно- и двуклетные, легко смываются с мицелия, выращенного в пробирках с агаризованной средой. Процедура приготовления суспензии с нужной концентрацией спор довольно проста, выполняется при помощи камеры Горяева, она многократно описана в различных методических руководствах (Методы экспериментальной микологии, 1982; и др.). Поместив ее в необходимом количестве повторностей в лунки планшета для культивирования (рис. 33, а) и добавив испытуемые на токсичность компоненты, уже через 12 ч можно наблюдать эффект по изменению процента прорастания спор или развития проростков (рис. 33, б–д).

Общим правилом для всех методик биотестирования является оценка надежности тест-культур. Известно, что живые организмы по разным причинам со временем могут менять свою чувствительность, поэтому обязательной процедурой является контроль тест-организма с помощью модельного токсиканта (например, бихромата калия). Методиками предусмотрено считать тест-системы пригодными для анализа в том случае, если концентрация модельного токсиканта, вызывающая 50%-ный эффект за определенное время, не выходит за пределы фиксированного диапазона (Методы биотестирования..., 1989). В аккредитованных производственных лабораториях контроль таких параметров обычно проводится регулярно, не реже 1 раза в три месяца. Нормальная жизнеспособность исходных тест-культур контролируется также в контрольном варианте, который ставится параллельно к каждому испытанию.

Кроме того, при работе со споровой суспензией грибов очень важна стандартизация ее плотности. Концентрация спор в суспензии, используемой при биотестировании, не должна превышать значений 1×10^6 ед./мл. При превышении этого предела вступают в действие механизмы внутривидового взаимодействия спор (Кожевин, 1989, 2000). Это условие необходимо соблюдать в каждом эксперименте и выравнивать ее до стандартного уровня после просчета в камере Горяева путем разведения или, наоборот, концентрирования.

Результаты тестирования по прорастанию спор. В результате проведенного эксперимента по оценке чувствительности конидий культуры *Fusarium oxysporum* по отношению к стандартному модельному токсиканту – бихромату калия ($K_2Cr_2O_7$) установлено, что 50%-ное подавление спор уже наблюдалось при концентрации 0.5 мг/л (табл. 28). Таким образом, гриб обнаруживает хорошую чувствительность к этому химикату.

Для подсчета проросших спор оптимальным вариантом является использование планшетов с лунками, в которых споровая

**Результаты определения диапазона влияния модельного токсиканта
(бихромата калия) на процент прорастания спор (микроконидий)
гриба фузариум *Fusarium oxysporum* (через 20 ч)**

Концентрация $K_2Cr_2O_7$, С, мг/л	Среднее	Стандартное отклонение	% к контролю
0 (контроль)	97.17	2.25	100
0,5	28.33	2.89	29.10
5	4.33	1.15	4.40
50	0.17	0.12	0.17

суспензия смешивается с тестируемым раствором (или водной вытяжкой).

Споровую суспензию получают смывом с мицелия, растущего на плотной питательной среде, фильтруют для отделения от фрагментов мицелия или агаризованной среды, подсчитывают концентрацию спор в камере Горяева с тем, чтобы в конечном растворе содержание не превышало 10^6 ед./мл во избежание эффекта самоингибирования культуры. Наилучшие сроки регистрации воздействия токсиканта – через 12–20 ч. В более поздние сроки в контроле большая длина проростков затрудняет подсчет спор.

Чувствительность к тяжелым металлам у разных грибов может различаться многократно. Экспериментально в работе с чистыми культурами зафиксирована высокая устойчивость к воздействию соли кадмия у темноокрашенного микромицета из рода *Stemphylium*, в то время как конидии светлоокрашенного *Fusarium oxysporum* были на порядок чувствительнее. В градиенте концентраций кадмия иодистого, растворенного в воде, (1, 2, 4, 6, 10, 20 и 200 Cd мг/л или соответственно 0.5, 1.0, 2.0, 3.5; 10.0, 100 ПДК Cd – предельно допустимых концентраций кадмия) (Обухов, Ефремова, 1988) через 18 ч проводили подсчет проросших спор. Концентрационные кривые зависимости уровня прорастания конидий двух видов грибов от содержания кадмия приведены на рис. 34 (данные в процентах относительно контроля К – без кадмия).

Полное подавление прорастания конидий *F. oxysporum* наблюдалось при 20 мг/л Cd (или 10 ПДК), в то время как для темноокрашенных конидий *Stemphylium* sp. подобный эффект отмечался лишь при 200 мг/л Cd (Терехова и др., 2003).

Очевидно, в описанном эксперименте в водных растворах созданы достаточно жесткие условия. К этому интересно добавить,

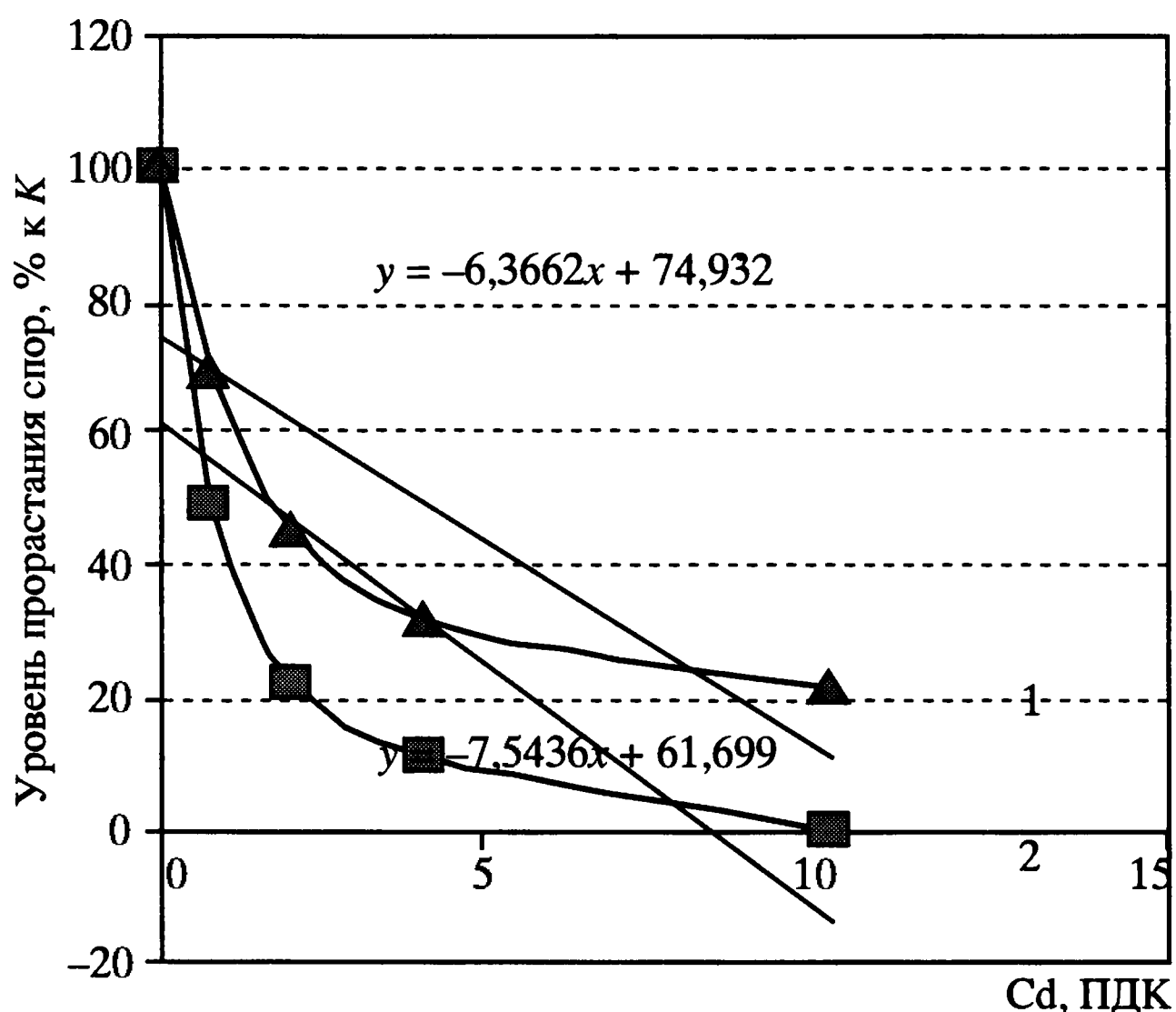


Рис. 34. Зависимость прорастания спор (%_{отн.К}) микромицетов *Stemphylium* sp. (1) и *Fusarium oxysporum* (2) от присутствия в среде кадмия иоди-стого (Cd, ПДК)

что питательная среда Чапека, например, несколько ослабляет токсический эффект кадмия, особенно на поздних этапах наблюдения (Григорьев, 2002, 2003). Полное подавление прорастания конидий *F. oxysporum* в среде Чапека наблюдалось при 10 мг/л Cd через 6 ч, а позднее эффект даже снимался, что дало основание автору говорить о фунгистатическом воздействии кадмия на споры фузариума.

В почве или почвенных растворах значения в уровнях прорастания спор при тех же концентрациях кадмия будут другими, однако надо полагать, что различия между исследованными видами грибов — темноокрашенным *Stemphylium* и светлоокрашенным *Fusarium*, также будут велики. Этот феномен отражает известную резистентность меланизированных форм к вредным воздействиям (Жданова, Василевская, 1980). Явление «промышленного меланизма» у грибов, подробно исследованное Н. Ждановой и соавторами, нашло подтверждение в наших работах и публикациях других микологов (Марфенина, 1994; Терехова и др., 1996; и др.).

В пределах одного меланинсодержащего рода были также заметны различия в чувствительности к металлам спор разных видов микромицетов. В опытах с солями цинка и меди испытывались представители трех видов *Phoma* — *Ph. herbarum*,

Ph. glomerata, *Ph. exigua*, выделенные из водоемов Волжского бассейна (р. Чапаевка, Куйбышевское водохранилище, Васильевские озера).

К содержанию цинка в среде все культуры достаточно толерантны: уровень прорастания спор при содержании Zn в интервале от 0.1 до 10 мг/л у всех видов изменялся незначительно. Резкое снижение количества проросших спор, характерное опять же для всех штаммов, наблюдалось при 100 мг/л Zn, а при очень высокой концентрации – 500 мг/л – Zn проросших спор практически не было (рис. 35).

При добавлении меди межвидовые различия были выражены более отчетливо (рис. 35). Заметное подавление медью прорастания спор у двух видов – *Ph. exigua* и *Ph. glomerata* наблюдалось при 5 мг/л. Для спор *Ph. exigua* и *Ph. herbarum* летальной была концентрация меди 25 мг/л, а для *Ph. glomerata* – 50 мг/л Cu. Следует отметить, что наибольшую чувствительность к низким концентрациям металлов обнаружил *Ph. glomerata* – при 0.1 и 0.5 мг/л у него наименьший процент прорастания. У *Ph. exigua* и *Ph. herbarum* в ряде случаев наблюдалась даже стимуляция прорастания спор при относительно невысоком содержании металлов в среде. Интересно, что летальный эффект для спор этих видов проявлялся при более низких концентрациях, чем для *Ph. glomerata*.

Высокие дозы поллютантов в экспериментах применялись специально для повышения вероятности улавливания различий в чувствительности разных микромицетов. Для практических целей при поиске и разработке тест-систем с применением микромицетов имеет смысл сравнивать этот показатель со стандартами тест-систем на основе гидробионтов, которые широко применяются в биотестировании природных сред (дафнии, инфузории, зеленые водоросли и пр.).

В серии опытов, в которых оценивалось влияние на почвы загрязнения избыточно засоленными пластовыми водами в районах нефтедобычи, параллельно со стандартными методиками биотестирования проводилась апробация тест-системы с использованием спор *Fusarium oxysporum*. Определение чувствительности микроконидий гриба к избыточному засолению показало, что на относительно невысокое засоление натрием хлористым (до 5 г/л) споры гриба не реагировали, тогда как высокие концентрации (50 г/л) полностью убивали споры (табл. 29).

Высокая устойчивость спор *F. oxysporum* к солевому раствору может оказаться полезной при необходимости тестировать на экологическую токсичность пробы из природных солоноводных источников.

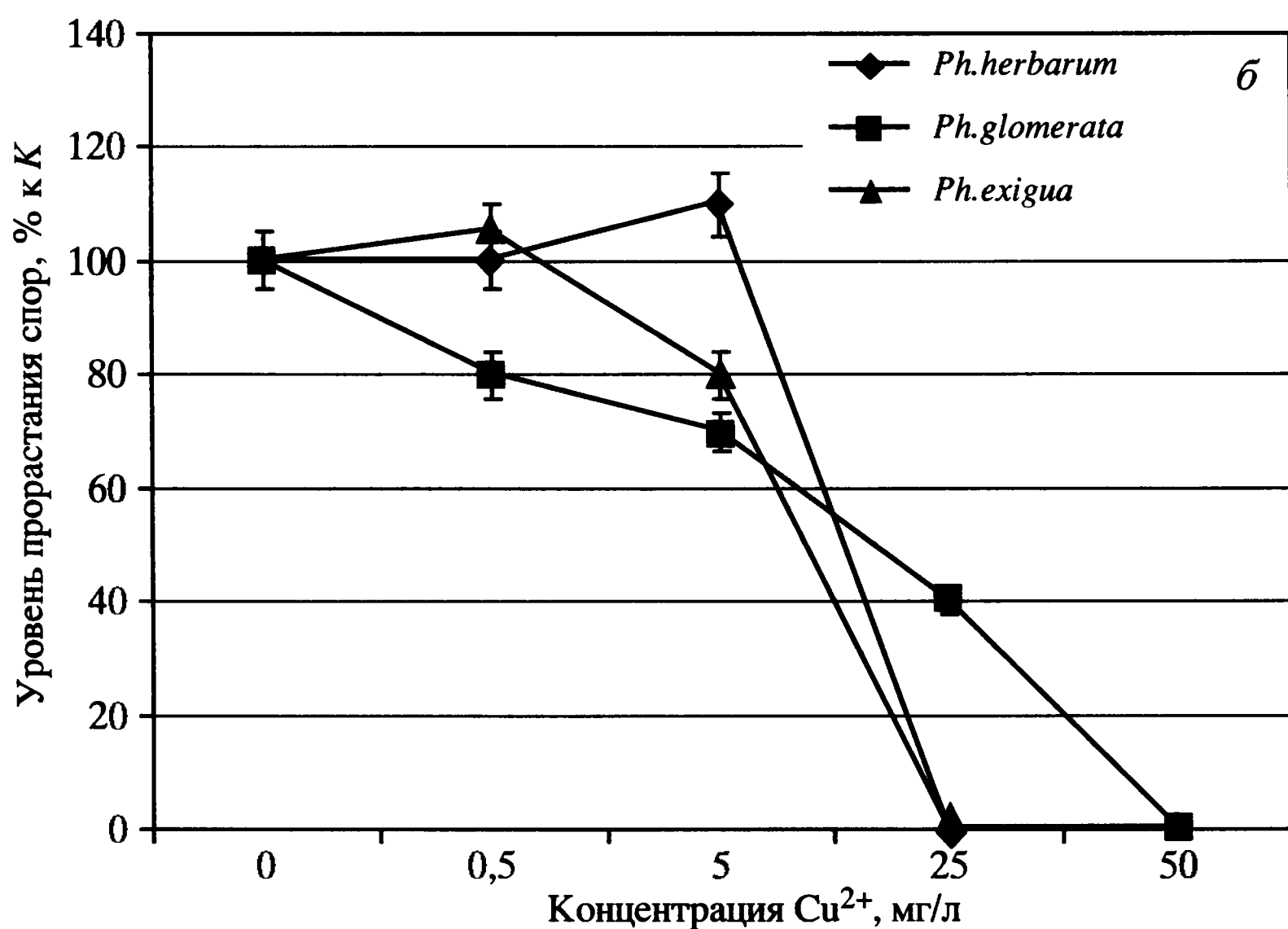
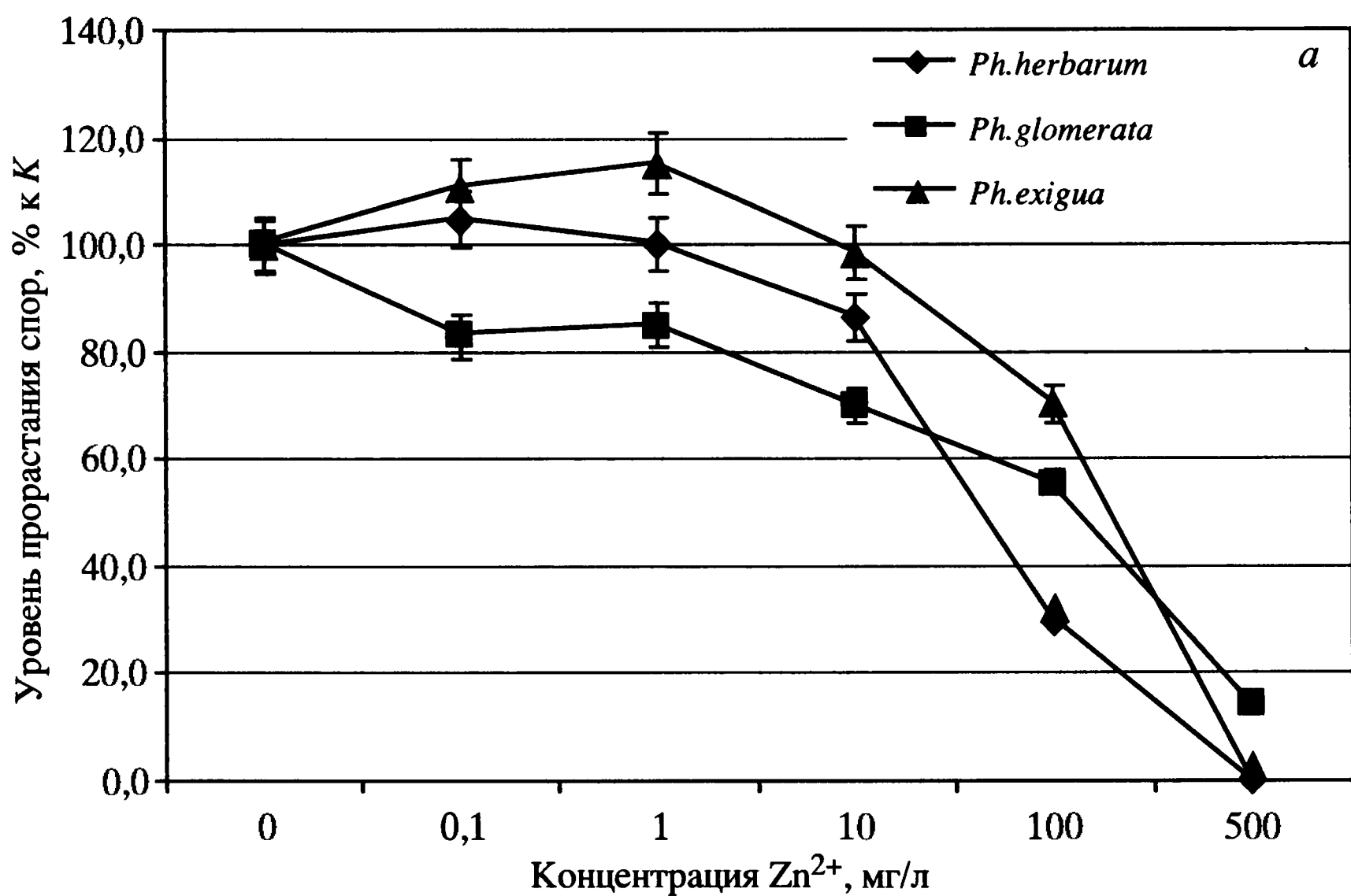


Рис. 35. Влияние солей цинка (*a*) и меди (*б*) на прорастание спор трех видов р. *Phoma*

Результаты определения диапазона влияния натрия хлористого на процент прорастания спор (микроконидий) гриба фузариум *Fusarium oxysporum* (через 20 ч)

Концентрация NaCl, г/л	№ повторности	% прорастания	Средний % прорастания	% к контролю
0 (контроль)	1	97.0	97.10	100.0
	2	95.0		
	3	99.5		
0.5	1	98.0	98.33	101.3
	2	99.0		
	3	98.0		
5.0	1	60.0	66.67	68.65
	2	72.0		
	3	68.0		
50	1	0.10	0.10	0.10
	2	0.10		
	3	0.10		

Результаты биотестирования по развитию проростков. Организмы на разных стадиях жизненного цикла различаются по устойчивости к вредным воздействиям. Как известно, наиболее уязвимым у большинства индивидуумов является период раннего развития. Эффективны ли для контроля за техногенными преобразованиями среды стадии развития, следующие за прорастанием спор? Положительный ответ на вопрос: может ли служить хорошим тестом при оценке экологической токсичности проб характер развития грибных проростков, в литературе встречается нередко (Марфенина, 1999; Григорьев, 2003; Терехова, Швед, 1996; и др.).

Для измерения длины проростков при световой микроскопии применяется обычно окуляр-микрометр (Методы экспериментальной микологии..., 1982). Современные возможности технически оснащенных лабораторий позволяют использовать различного рода приспособления и устройства для вывода изображений на экран компьютера, что позволят существенно облегчить процедуру анализа. Полезно флуоресцентное окрашивание препаратов с последующим просмотром на люминесцентном микроскопе (например, красителем Fluorochrome 28 в разведении 1 : 100 000 с просмотром на микроскопе марки «ЛОМО Микомед-2») (рис. 33).

Было проведено испытание чувствительности проростков конидий гриба *F. oxysporum* к стандартному токсиканту – калию двуххромовокислему. Под влиянием бихромата калия на-

**Результаты определения диапазона влияния модельного токсиканта
(бихромата калия) и натрия хлористого на длину проростков спор
(микроконидий) гриба фузариум *Fusarium oxysporum* (через 20 ч)**

Концентрация $K_2Cr_2O_7$, С, мг/л	№ повторности	Длина проростков, мкм	Среднее, мкм	% к контролю	Концентрация NaCl, г/л	№ повторности
0 (контроль)	1	100	130	100	0 (контроль)	1
	2	120				2
	3	140				3
0.5	1	60	51.67	39.74	0.5	1
	2	40				2
	3	55				3
5.0	1	5	4.67	3.58	5.0	1
	2	4				2
	3	5				3
50	1	4	3.67	2.82	50	1
	2	3				2
	3	4				3

блюдалось существенное ингибирование развития проростков конидий. Уже при минимальной испытанной концентрации – 0.5 г/л – их длина была более чем на 60% меньше, чем в контроле (табл. 30).

Длина проростков оказалась очень чувствительной характеристикой и при анализе солености раствора: длина проростков – уже при концентрации натрия хлористого, равной 0.5 г/л, почти наполовину уменьшалась.

Сравнивая разные стадии развития гриба *F. oxysporum* с целью возможного использования в биотестировании, на наш взгляд, следует отдать предпочтение методу регистрации процента прорастания спор. Эта процедура достаточно проста, не требует дополнительных усилий по измерению длины грибных гиф, применения окуляр-микрометра. В информативности подсчет проросших спор, судя по полученным данным, не уступает показателю изменения длины проростков.

Более того, при определенных условиях (в частности, это отмечено в присутствии питательных для гриба компонентов, а также в поздние сроки наблюдения) соли тяжелых металлов могут даже стимулировать развитие мицелия (Григорьев, 2002). Этот факт, конечно, снижает ценность метода анализа токсичности по развитию мицелия проросших спор микромицетов.

4.2. Развитие биомассы

Реакции микромицетов на присутствие поллютантов в среде можно фиксировать на других стадиях развития грибов, в частности, по накоплению мицелиальной биомассы в жидких средах. Однако эта тест-характеристика крайне изменчива, сильно варьирует в зависимости от характера загрязняющих веществ. В одних условиях объем биомассы может уменьшаться относительно контроля, в других – возрастать, что обычно наблюдается на фоне большого количества углерод-, азот- и фосфорсодержащих питательных компонентов, о чем свидетельствуют как натурные наблюдения, так и данные лабораторных экспериментов.

Воздействие тяжелых металлов. Накопление мицелиальной биомассы грибов рода *Phoma* (*Ph. exigua* и *Ph. glomerata*, *Ph. herbarum*) в растворе под воздействием металлов солей тяжелых металлов резко подавляется. Оценка суточного прироста биомассы в присутствии цинка и меди показала (рис. 36), что снижение развития мицелия в целом наблюдается при тех же концентрациях катионов металлов, что и прорастание спор (см. рис. 35). Катионы меди для мицелия микромицетов рода *Phoma*, как и следовало ожидать, оказались более токсичными, чем цинка. В вариантах с невысокими концентрациями цинка (Zn 0.1 мг/л) отмечено даже некоторое повышение накопления биомассы у всех трех видов *Phoma*.

Влияние сточных вод. В противоположность тяжелым металлам некоторые виды поллютантов способствуют накоплению биомассы микромицетов. Испытания показали, что это характерно как для меланизированных, так и для светлоокрашенных форм.

В лабораторных условиях сравнивали накопление биомассы мицелия и способность извлекать металлы из сточных вод в процессе развития микромицетов: *Penicillium chrysogenum*, *Alternaria alternata*, *Fusarium oxysporum*.

Микромицеты были выделены из разных водных источников. Пробы волжской воды отбирались из чистых (станция 1 – водозабор ВАЗа) и загрязненных биотопов (станция 4 – начало канала промстоков с очистных сооружений КПК, поступающих в Волгу подогретыми). Для сравнения испытывались микромицеты из геотермальных источников Камчатки. Питательной сре-

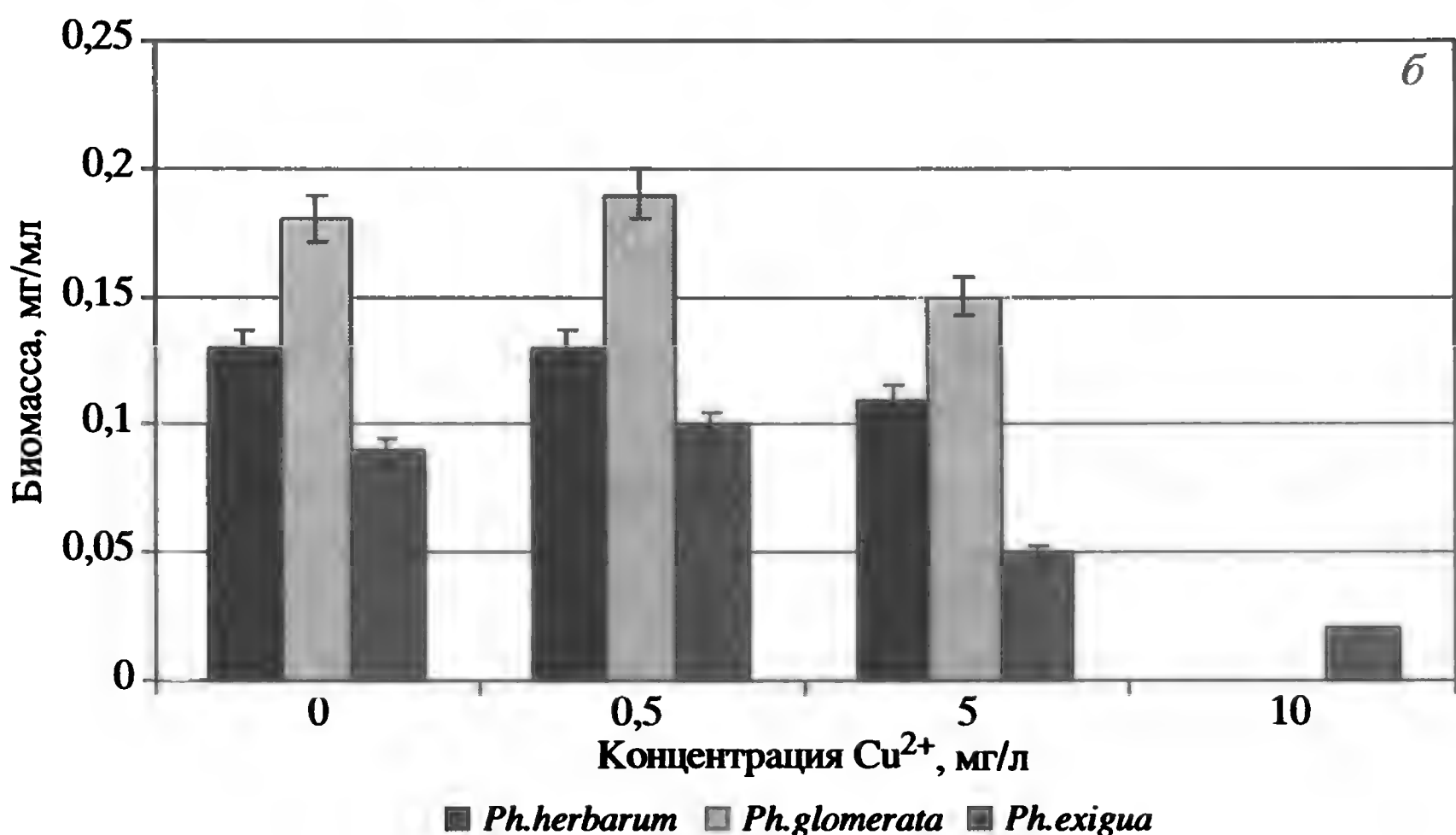
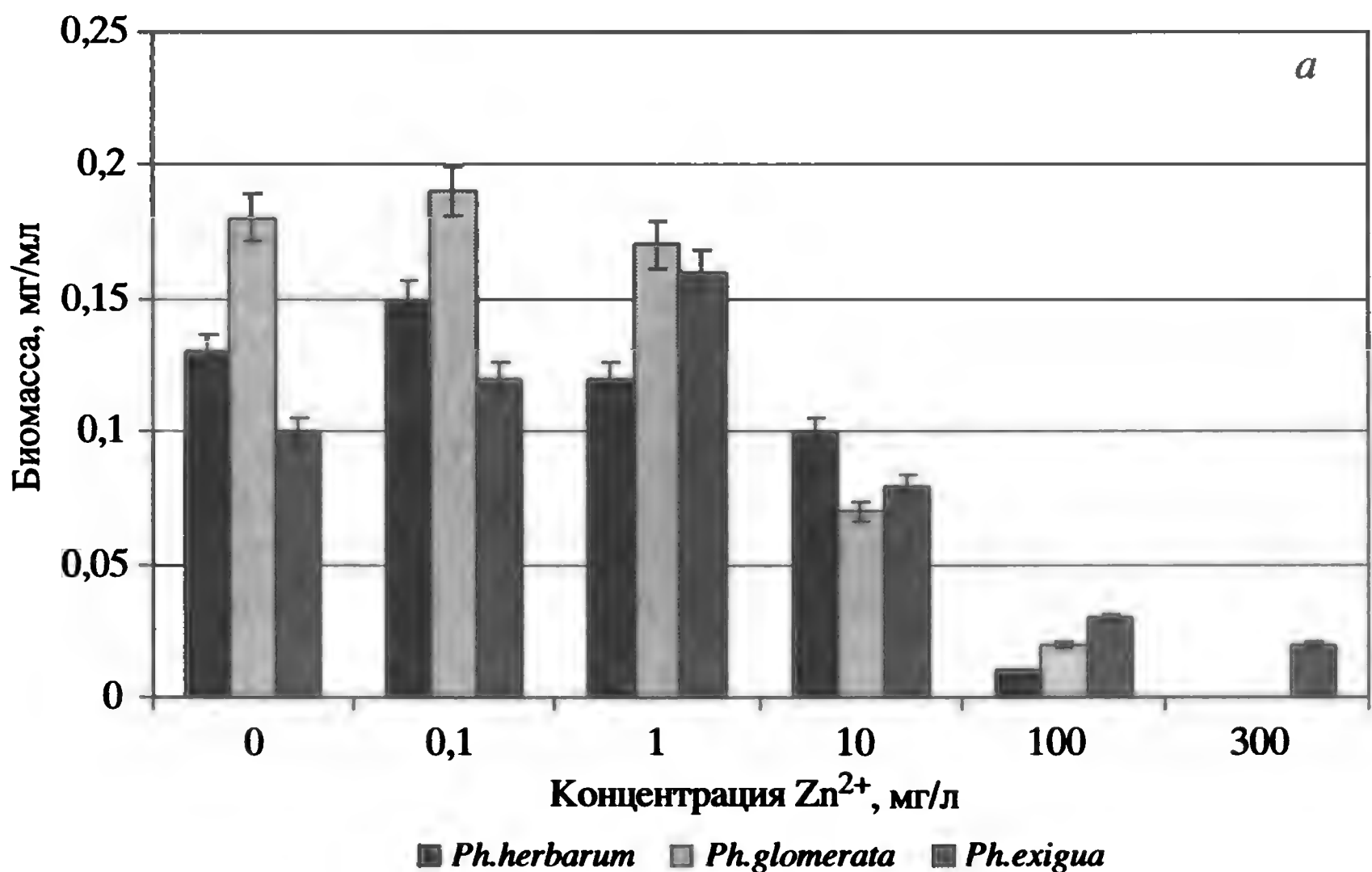


Рис. 36. Динамика накопления биомассы видов рода *Phoma* (*Ph. exigua*, *Ph. glomerata*, *Ph. herbarum*) при воздействии солей цинка (а) и меди (б)

дой служила вода из канала стоков КПК г. Тольятти с добавлением сахарозы; для контроля использовалась стандартная среда Чапека (жидкая). В качестве своего рода контроля к сточным водам испытывали среду на основе волжской воды из условно чистых биотопов Куйбышевского водохранилища и озерной воды

Биомасса мицелия (в мг/г) микромицетов, выращенных на речной и сточной воде с добавлением сахарозы (20 г/л), сырой вес

Вид микромицетов	Шифр штамма	Место выделения	Биомасса, мг /л	
			речная вода	сточная вода
<i>Penicillium chrysogenum</i>	В 16	Водозабор (водохранилища)	66.3	1952.5
<i>P. chrysogenum</i>	К 8-1	Геотерм. источник	91.0	1228.8
<i>P. chrysogenum</i>	К 2-2	Геотерм. источник	175.0	1308.0
<i>P. chrysogenum</i>	К 19	Геотерм. источник	236.3	1492.5
<i>Alternata alternata</i>	К 3	Геотерм. источник	71.8	2047.5
<i>A. alternata</i>	К18-1	Геотерм. источник	83.9	8412.1
<i>A. alternata</i>	С 1-2	Канал промстоков	—	15097.5

(оз. Б. Васильевское), к которым в качестве источника углеродного питания добавлялась сахароза. Для наблюдения за морфолого-культуральными особенностями колоний были приготовлены агаризованные варианты этих сред.

При посеве чистых культур грибов на среды, приготовленные на основе сточной воды, испытываемые штаммы активно накапливали биомассу. Этому способствовало высокое содержание в стоках компонентов минерального питания (главным образом азотных и фосфорных соединений). За десять дней культивирования накопленная биомасса мицелия на сточной воде для некоторых штаммов в десятки раз превосходила биомассу грибов, выросших на средах, приготовленных на волжской относительно чистой воде (табл. 31). Объемы мицелиальной биомассы на стоках были сопоставимы с таковыми на стандартной питательной среде Чапека (рис. 37).

Для определения минимального содержания источника углерода, необходимого для развития мицелия на сточной воде, был проведен эксперимент, в котором количество сахарозы варьировало от 0 до 20 г/л среды. Показано, что 1–5 г/л среды вполне достаточно для активного развития мицелия. Так, например, биомасса (сырой вес), накопленная на 10-е сутки штаммом *A. alternata* при развитии на сточной воде с добавлением 1, 5 и 20 г/л сахарозы, составляла соответственно 4435.3, 7728.8 и 15097.5 мг/л.

Гриб *A. alternata* заметно превосходил в своем развитии на сточной воде *P. chrysogenum*. Для культуры *F. oxysporum*, как и для других микромицетов в этой серии экспериментов, было характерно возрастание мицелиальной биомассы в ряду условная

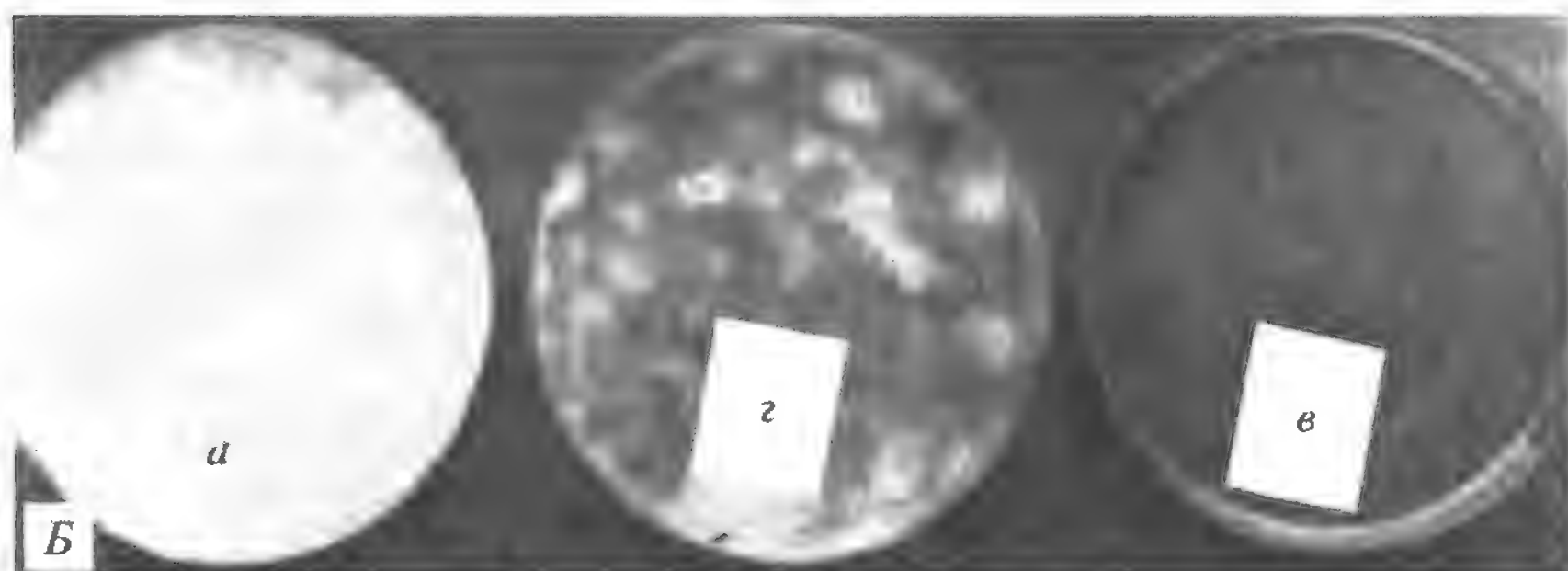
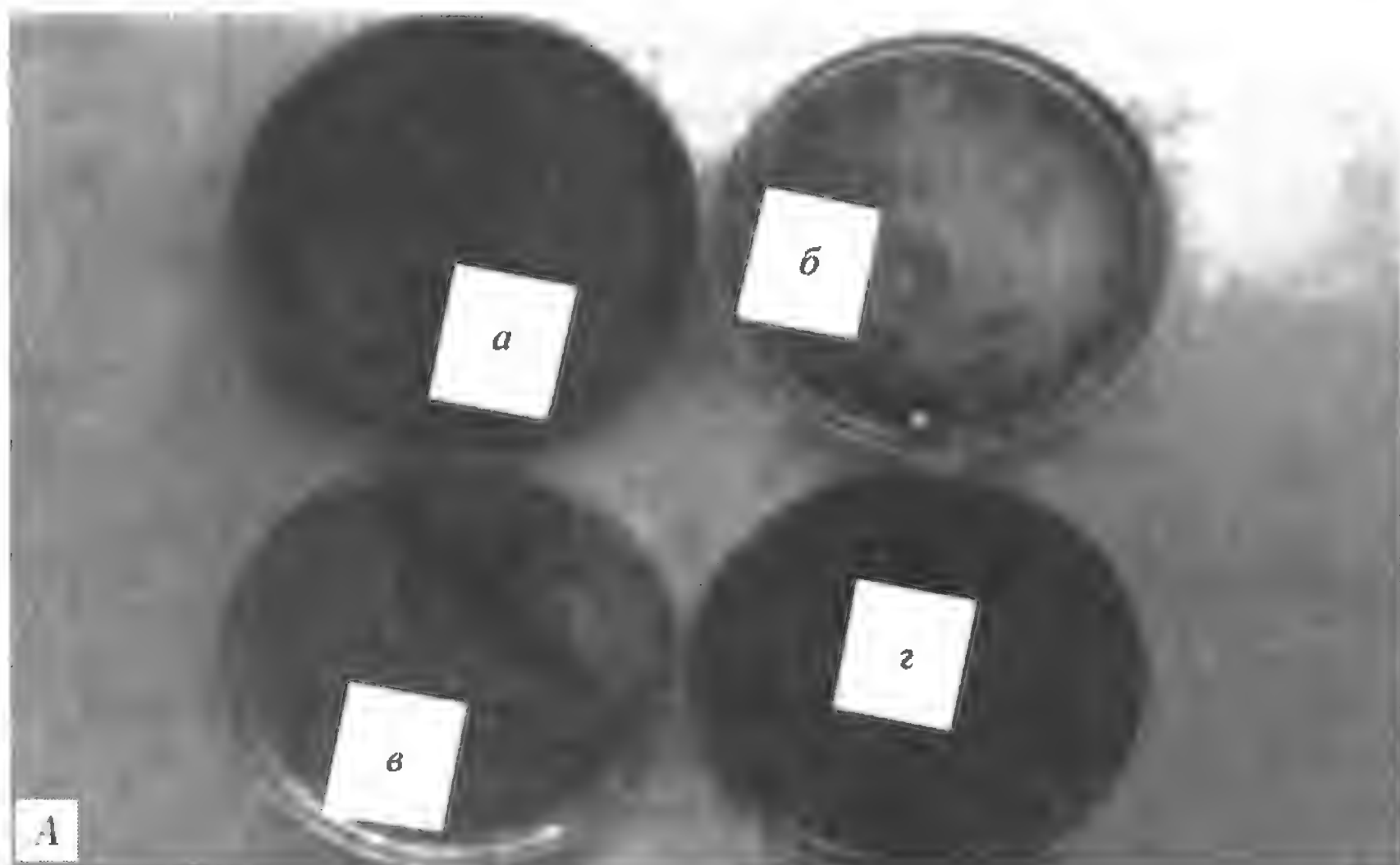


Рис. 37. Накопление биомассы мицелия *Alternaria alternata* (А) и *Fusarium oxysporum* (Б) при развитии на среде Чапека (а, контроль), речной (б), озерной (в) и сточной воде (г)

чистая природная вода—сточная вода—питательная среда Чапека (см. рис. 37).

Биосорбция тяжелых металлов. Способность микромицетов развиваться на сточных водах и аккумулировать токсические компоненты представляет большой практический интерес. Мицелиальные грибные маты находят применение на водоочистных сооружениях, а проблема концентрирования определенных компонентов путем их аккумуляции на мицелии привлекает внимание многих исследователей (Сидоренко, 1988; Терехова, 1989; Rome, Gadd, 1987; Gadd, White, 1988; Azab et al., 1990).

Извлечение металлов из сточных вод КПК г. Тольятти мицелием *Alternaria alternata* (% от исходной концентрации)

Шифр штамма, место выделения	Доля металлов, аккумулированных мицелием из сточной воды, %						
	Pb	Mn	Zn	Ni	Fe	Cu	Al
С 1-2, сточная вода	64.1	63.6	52.6	51.6	35.5	1.1	0
К 18-1, геотермальный источник	94.7	0	3.7	0	87.8	10.1	0

Методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии показано, что развитие микромицетов в сточной воде сопровождается извлечением значительных количеств ионов металлов. Наилучший сорбционный эффект наблюдался при развитии мицелия *A. alternata* (табл. 32). До и после роста грибов провели анализ содержания ионов цинка, меди, железа, никеля, марганца, свинца и алюминия в сточных водах. Оказалось, что через 10 сут роста исходные концентрации некоторых металлов снижались на 35.5–94.7%.

При этом отмечены различия по эффективности очищения среды между штаммами, выделенными из разных источников. Штамм С 1-2, выделенный из сточной воды, извлекал целый ряд металлов – свинец, марганец, цинк, никель, железо, содержание которых в стоках превышает ПДК, тогда как камчатский штамм К 18-1 наиболее активно извлекал только железо и свинец. Можно предположить, что штамм С 1-2 более адаптирован к повышенным концентрациям этих элементов, чем камчатский.

Эти результаты могут быть полезны для практических целей при подборе микромицетов, устойчивых к действию высоких концентраций металлов и обладающих хорошей сорбционной способностью. Выделенные штаммы *A. alternata* удовлетворяют некоторые производственные требования: развиваясь на коммунально-промышленных сточных водах, они способствуют их очистке не только от азотных и фосфорных соединений, но и от металлов, содержание которых в стоках превышает ПДК.

4.3. Морфология и скорость роста грибных колоний

Спектр культурально-морфологических признаков колоний микромицетов достаточно велик. Многие характеристики могут быть представлены в виде дискретных и поддающихся учету параметров.

В исследовательской работе, особенно при решении биоиндикационных и эколого-генетических задач, морфологическое описание колоний находит широкое применение (Упитис, Пакалне, 1970; Скворцова, Якушкина, 1982; Пантелеймонова, 1986; Можина, 1987; Дарага, 1988; Марфенина, 1990; Терехова, Швед, 1996; Григорьев, 2003; и др.).

Морфолого-культуральные характеристики колоний. Морфологические изменения окраски колоний при воздействии тяжелых металлов – явление довольно частое. Оно отмечалось у многих видов микромицетов, в том числе *Trichoderma lignorum*, *Penicillium tardum*, *Trichothecium roseum*, *Gliocladium roseum* (Упитис, Пакалне, 1970; Скворцова, Якушкина, 1982; и др.)

В экспериментах с цинком и медью отмечалось изменение окраски колоний грибов рода *Phoma*. В присутствии цинка в среде окраска колоний ослаблялась, сужалась зона пигментации вокруг колонии, а кроме того, ускорялось созревание пикнид, которые создавали зернистость на поверхности колоний. Эффект меди в форме сужения зоны пигментации колоний проявлялся лишь при высоких концентрациях (100–500 мг/л); угнетенность развития колоний сопровождалась, наоборот, более поздним созреванием пикнид.

Индекс споруляции отражает количество спор на единицу поверхности колоний микромицетов. При воздействии цинка и меди интенсивность образования спор в пикнидах *Phoma* значительно снижается. Особенно заметное снижение наблюдалось при концентрациях меди и цинка 25 мг/л (Терехова, Швед, 1996).

У штаммов *Alternaria alternata*, выращенных на агаризованной сточной воде, наблюдалось ускоренное развитие колоний, сопровождавшееся и более ранним созреванием конидиального спороношения – на 3–5 дней быстрее по сравнению с контролем, которым служила природная вода. Вероятно, органо-минеральные компоненты сточных вод являются хорошим источником питания для микромицетов, а на таком фоне токсический эффект труднее обнаруживается (Терехова, Семенова, 1991).

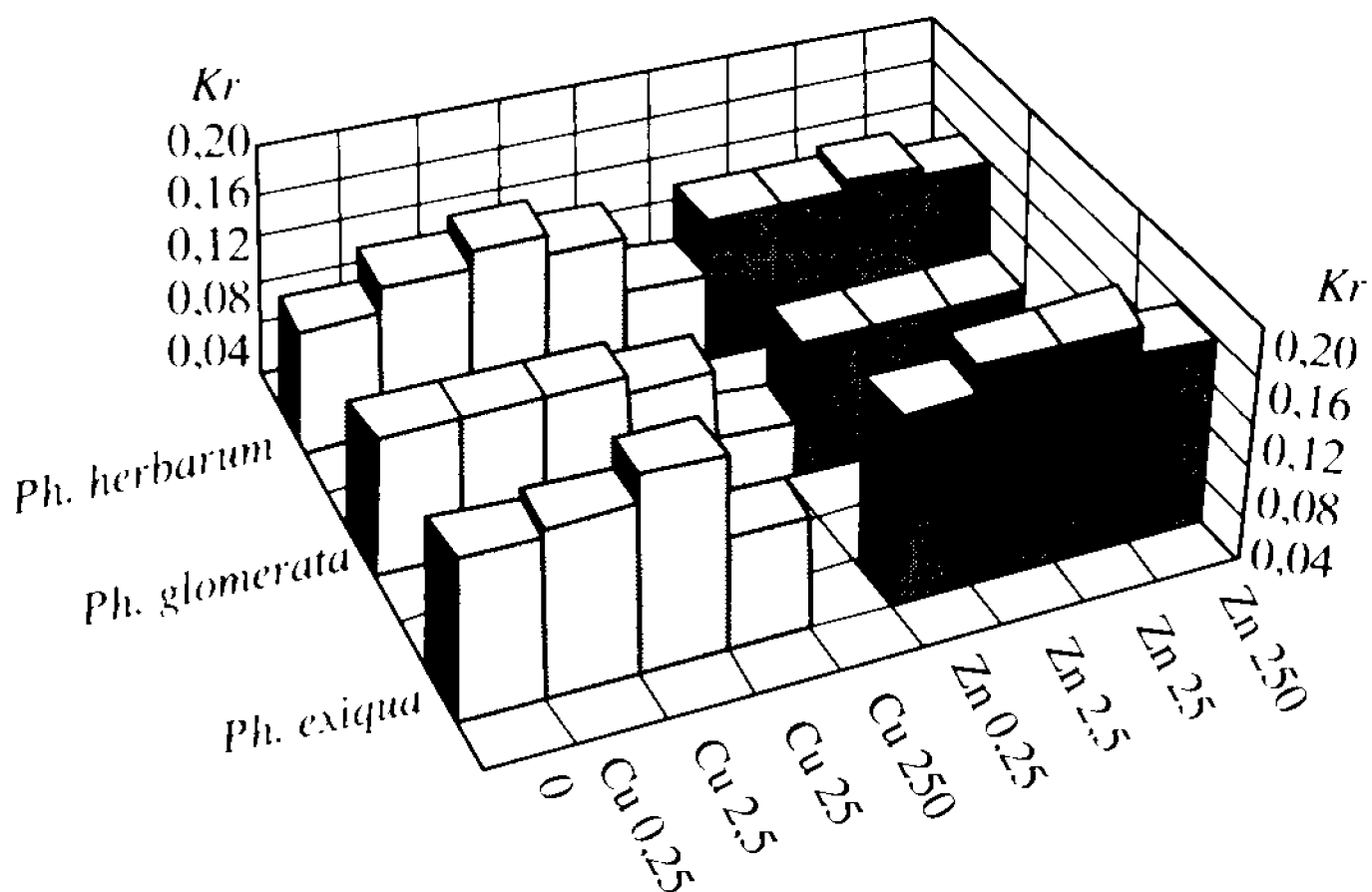


Рис. 38. Влияние солей цинка и меди на коэффициент радиальной скорости роста (Kr) грибов р. *Phoma*

В некоторых случаях отмечается увеличение индекса споруляции, что с биологической точки зрения вполне объяснимо, поскольку в неблагоприятных условиях живые организмы запрограммированы оставлять потомство.

Стимуляция образования микроконидий у *F. oxysporum* при воздействии на мицелий загрязнителя (кадмия) сопровождалась одновременным подавлением образования хламидоспор (Григорьев, 2003).

Таким образом, динамика индекса спорообразования при воздействии разных загрязнителей может иметь диаметрально противоположную направленность. Кроме того, вариабельность этого показателя довольно велика, что снижает его ценность для биотестирования.

Кинетические характеристики колоний очень важны в экологических исследованиях грибов. Они, как известно, отражают жизненные стратегии организмов и весьма популярны при описании структуры популяций (Кочкина и др., 1978; Паников, Звягинцев, 1983; Кожевин, 1987; Полянская и др., 1988).

В биотестировании показатель *радиальной скорости роста колоний* вполне мог бы найти применение, поскольку выражается в конкретных единицах, легко вычисляется в лабораторных условиях. Но он, по нашим данным, характеризуется плохой воспроизводимостью и тенденцией его изменения неодинаковы при воздействии на один и тот же вид разными дозами загрязнителя. Весьма существенны и межвидовые различия в пределах одного

рода. Так, заметное снижение коэффициента радиальной скорости роста *Ph. glomerata* наблюдалось при концентрации меди в среде 100 мг/л, а двух других видов – *Ph. herbarum* и *Ph. exigua* – при 250–500 мг/л. Цинк подавлял развитие *Ph. glomerata* при концентрации 250 мг/л, но стимулировал этими дозами рост *Ph. herbarum* и *Ph. exigua*. Положительный эффект меди в отношении развития двух последних видов был замечен при концентрации до 2.5 мг/л Cu (рис. 38). Коэффициенты вариации признака радиальной скорости роста были достаточно высокими.

4.4. Скорость минерализации органического вещества

Глубокие изменения структуры микробных сообществ, вызванные различными видами антропогенных воздействий, сопровождаются нарушением процессов разложения органического вещества, изменением биогеохимических циклов биофильных элементов в природных экосистемах. Хорошо известны нарушения в эмиссии так называемых «парниковых газов», вызванные внесением больших доз минеральных удобрений, гербицидов, аккумуляцией тяжелых металлов и радионуклидов в почве, засолением и переувлажнением почвы (Деградация и охрана почв, 2002).

Стремление максимально автоматизировать учет тест-реакции живых объектов на антропогенное воздействие, использовать приборную базу лабораторий для регистрации важнейших функциональных нарушений в сообществе микроорганизмов объясняет попытку тестировать уровень воздействий на микромицеты по эмиссии CO₂.

Для того чтобы выявить реакцию конкретных видов микромицетов, их интродуцировали в предварительно простерилизованные образцы почв. После 3–5 сут инкубации в загрязненных и контрольных (незагрязненных) вариантах почвенных образцов проводили измерения концентрации выделявшегося CO₂ на газовом хроматографе (модель 700 с детектором по теплопроводности). За сутки до проведения измерений инкубируемые сосуды плотно закрывали резиновыми пробками и фиксировали их металлическими крышками (Методы..., 1980).

В качестве тест-объекта использовался лабораторный штамм *Fusarium oxysporum* dN1. Стабильность ряда его физиоло-

гических и морфолого-культуральных признаков предварительно была подтверждена на коллекции из 20 моноконидиальных потомков. Культуру микромицета вносили в образцы пахотных, условно ненарушенных (фоновых) и загрязненных почв в виде суспензии спор. В результате тестирования загрязнения почв тяжелыми металлами показана эффективность метода оценки по скорости минерализации органического вещества (Тропина и др., 2002). Подобный эффект наблюдали и со смесью видов микромицетов – *Trichoderma harzianum*, *Fusarium oxysporum*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium frequentans*.

Установлено, что скорость минерализации органического вещества чистой культурой *Trichoderma harzianum* снижается в образцах, загрязненных пластовыми водами. Вместе с тем не всегда легко интерпретируются результаты хроматографического определения двуокиси углерода при нефтяном загрязнении. Вероятно, сопутствующее биологической трансформации углеродсодержащих почвенных компонентов химическое превращение нефти и нефтепродуктов также способствует выделению двуокиси углерода, особенно в первые дни наблюдений. Это создает определенные временные ограничения для применения этого теста.

4.5. Изоферментные спектры

Индивидуальную реакцию микромицетов на воздействие загрязнителей можно наблюдать не только на уровне изменения морфологии и каких-либо функциональных характеристик, но и по молекулярным маркерам (Cuero et al., 2002, 2003).

Показано, что на изменчивость электрофоретических спектров белков оказывают влияние многие стрессовые факторы, такие как температурный шок (Piper et al., 1986), тяжелые металлы и пр. Так, кадмий, свинец и никель вызывают изменения электрофоретических спектров белков гриба *Pleurotus ostreatus*, уменьшая число обнаруживаемых компонентов. Одновременно увеличивалась выраженность отдельных белков, в основном со средней электрофоретической подвижностью (Парфенова, Федоров, 1991). В наших экспериментах ионы меди инициировали появление дополнительной фракции пероксидазы со средней электрофоретической подвижностью в электрофореграммах плодовых тел одного из сортов *Pleurotus ostreatus*, а также изменения в спектрах эстераз. Биохимические изменения в спектрах

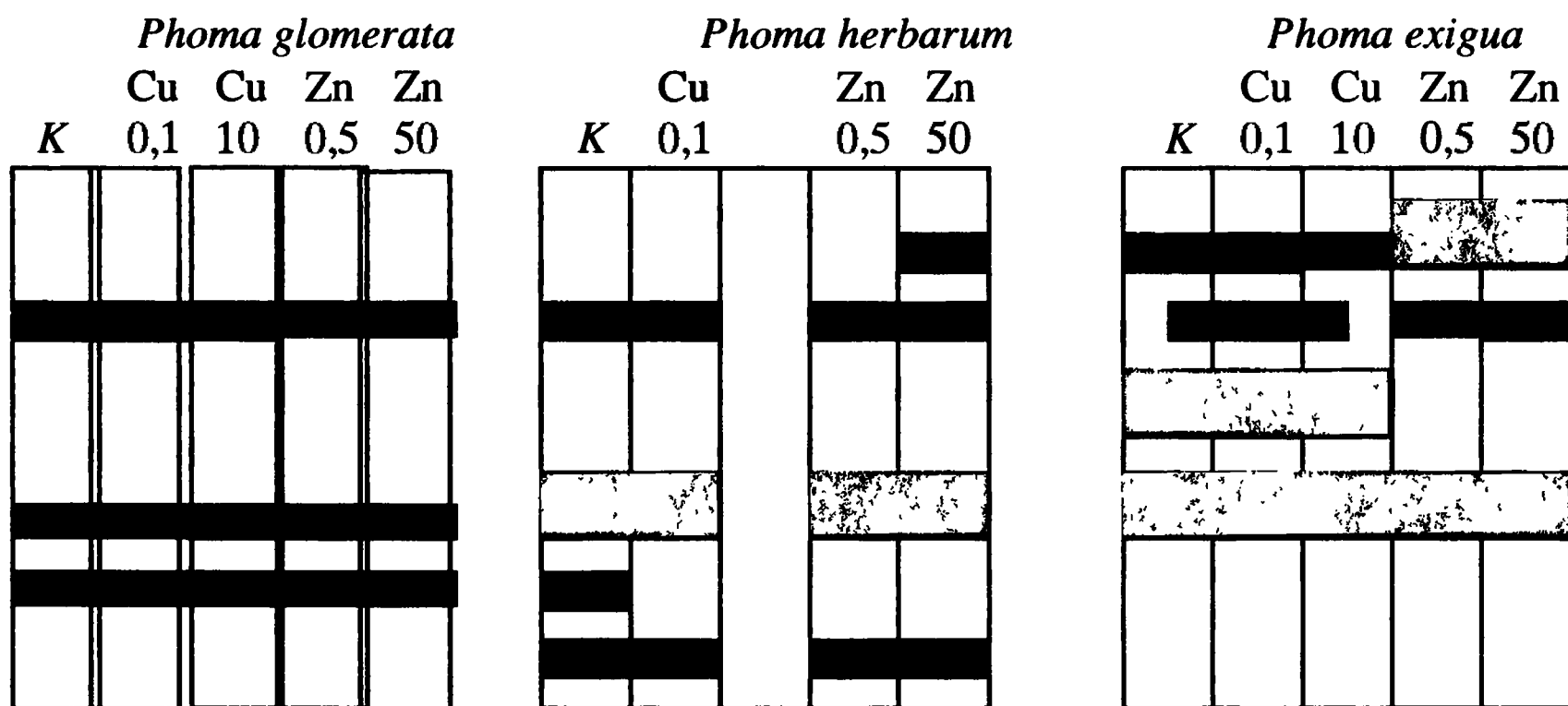


Рис. 39. Влияние тяжелых металлов на изоферментные спектры неспецифических эстераз видов р. *Phoma*

мицелиальных изоферментов могут служить хорошим маркером наличия тяжелых металлов в среде обитания микромицетов.

В модельных экспериментах четкая видоспецифическая реакция обнаружена у *Phoma herbarum*, которая проявилась в элиминации широкой полосы эстеразы со средней электрофоретической подвижностью в белковом спектре мицелия, выращенного с солями меди и цинка (рис. 39). У *Ph. exigua* отмечена реакция только на соли цинка. У *Ph. pomorum*, *Ph. glomerata*, *Ph. medicaginis* var. *pinodella* изменений в спектрах не было ни в одном варианте (Терехова, Швед, 1994).

Изоферментный анализ мицелия видов *Phoma* показал очень четкую реакцию на рост в среде концентраций цинка и меди. Причем реакция оказалась видоспецифической (рис. 39). В широком диапазоне концентраций как меди, так и цинка (0.25–100 мг/л) у *Ph. herbarum* в спектрах неспецифических эстераз наблюдалась элиминация широкой полосы со средней электрофоретической подвижностью, тогда как в спектрах ферментов *Ph. pomorum*, *Ph. glomerata*, а также *Ph. medicaginis* var. *pinodella* действие металлов не проявлялось.

Сравнивая полученные спектры ферментов у разных видов, следует заключить, что электроморфы неспецифических эстераз *Ph. herbarum* могут служить надежным маркером на присутствие в среде тяжелых металлов.

Таким образом, изучение реакций трех видов *Phoma* на воздействие металлов показало, что некоторые качественные морфолого-культуральные признаки, такие как пигментация вокруг колонии и интенсивность окраски мицелия, теоретически могут

быть использованы для целей биотестирования и биоиндикации. Тем более ценно, что у грибов рода *Phoma*, встречающихся не только в почве, но и в водоемах, интенсивность пигментации коррелирует с вирулентностью к гидробионтам (рыбам).

При всей очевидной экологической значимости другой категории признаков – количественных (и скорость роста, и спорообразование связаны с темпами колонизации субстрата), их высокая вариабельность накладывает ограничения на широкое практическое применение этих критериев. На основании высокой чувствительности к модельному токсиканту, а также ввиду простоты и доступности самой процедуры биотестирования на основе учета количества проросших спор культура *F. oxysporum* может представлять наибольший интерес для практических целей. Доказано, что в определенном интервале времени в контролируемых условиях споровая суспензия фузариума может быть пригодна для оценки экологической токсичности проб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленное в работе обобщение современных достижений в экологии микроскопических грибов и оригинальные данные авторских многолетних исследований существенно углубляют представление о значимости биоиндикационного потенциала микобиоты на разных уровнях организации (сообщества, популяции, организмы), что чрезвычайно важно в свете существующей дискуссии о проблематичности использования микромицетов для решения практических задач ввиду их пластичности и большой вариабельности. Следует подчеркнуть особо, что экспериментальное подтверждение возможности использования грибов в экологической оценке водных и наземных экосистем получено не только на лабораторных моделях, но и в ходе решения ряда практических задач: комплексной оценке экологического состояния городских лесов г. Тольятти, экологической экспертизе последствий аварийного загрязнения Куйбышевского водохранилища, оценке качества почв в условиях воздействия промышленных предприятий Московской, Тульской, Самарской областей, разработке нормативов предельно допустимых уровней воздействия нефтяного загрязнения на почвы Западной Сибири.

Проведенные исследования показали, что в экологической оценке водных и наземных экосистем микромицеты разных эколого-трофических групп имеют важное биоиндикационное значение. Причем в водной среде регистрация изменений природных факторов и техногенных воздействий возможна по параметрам как облигатноводных, так и терригенных грибов. При характеристике естественных условий водоемов разной проточности (водохранилища, реки, озера) и степени их загрязнения большую диагностическую ценность имеют первичноводные грибы (*Oomycota*); биоиндикационное значение вторичноводных грибов (группы *Hyphomycetes*) в лотических (малоподвижных) водоемах Волжского бассейна ограничено редкой встречаемостью.

Имеются явные различия в содержании, пространственном (профильном) распределении и сезонной динамике терригенных микромицетов в водных и почвенных биотопах: в микробной биомассе водоемов доля грибов уступает (на порядки) бакте-

риальной; содержание грибов с глубиной в воде увеличивается, а в почве и донных отложениях снижается; сезонные изменения терригенной микобиоты более выражены в «твердых» средах и гораздо слабее в водной толще. Большая динамичность и мозаичность распределения терригенных грибов в водной толще отражают структурно-функциональные особенности микромицетов и транзитный характер среды обитания без определенной стратификации субстрата для микромицетов. В почве распределение грибов сопряжено с формированием почвенного профиля в результате постоянно протекающих процессов минерализации органического вещества.

Существуют значимые связи между показателями общей численности микромицетов в водных экосистемах температурой и электропроводностью воды, содержанием общего фосфора и нитратного азота, численностью бактерий и зоопланктона.

Проявление биоиндикационных признаков микромицетов фиксируется на разных уровнях организации микобиоты – уровнях сообществ, популяционном и организменном. Ранжирование надежности микобиотических параметров в экологической оценке экосистем по вариабельности признаков сообществ свидетельствует о том, что общая численность микромицетов эффективна лишь при высоком уровне техногенных нагрузок и в контрастных условиях ненарушенных биотопов (разные типы донных отложений, низинные и верховые торфяники, верховые торфяники разных географических зон). Большую ценность имеют индексы разнообразия грибов (увеличиваются в ряду ненарушенных почв от менее кислых к более кислым, снижаются при воздействии тяжелых металлов, нефтяного загрязнения, отходов фосфогипса). При разных типах вредных воздействий большое биоиндикационное значение имеют структурные изменения грибных сообществ: соотношение темно- и светлоокрашенных видов, быстро- и медленно растущих грибов, споровой и мицелиальной биомассы. Малой экологической информативностью характеризуются индексы видового богатства. На основании относительного обилия выделены виды-индикаторы олигосапробности – *Achlya* spp. и полисапробности воды – *Leptomitius lacteus*, *Pythium* spp., *Phoma* (*Ph. glomerata*, *Ph. exigua*, *Ph. herbarum*).

Несомненную биоиндикационную значимость имеют ряд популяционных признаков грибов. По качественным (вид зимogramм) и количественным (полиморфность и стабильность) характеристикам электрофоретических спектров мицелиальных изоферментов дифференцируется принадлежность популяций к разным биотопам. Биоиндикационная эффективность молекулярно-

генетических и морфофизиологических показателей зависит от трофического статуса микромицетов: у грибов с ярко выраженной биотрофией (*Pyricularia oryzae*, *Phytophthora infestans*) она выше, чем у почвообитающих сапротрофных видов, паразитирующих факультативно (*Thielaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum* f. *lini* и др.). При этом у первых менее информативны для разделения географически удаленных популяций морфологические и физиологические признаки, которые имеют больший вес при экологическом анализе популяций факультативных патогенов.

Высокий биоиндикационный потенциал грибов выявлен и на организменном уровне. На основании реакции культур микромицетов (*Fusarium oxysporum*, *Phoma herbarum*, *Ph. glomerata*) маркерами на воздействие загрязнителей могут быть морфолого-культуральные признаки (скорость роста и пигментация колоний, индекс споруляции, прорастание спор и развитие проростков) и видоспецифические биохимические изменения в изоферментных спектрах.

Уровень чувствительности спор (микроконидий) *Fusarium oxysporum* к поллютантам, в том числе стандартному токсиканту, по которому оценивается пригодность большинства тест-культур гидробионтов, позволяет рекомендовать этот вид гриба для проведения экологического контроля водных и почвенных экосистем. Таким образом, можно говорить и применимости микромицетов и в биотестировании токсичности сред и объектов. В дополнение к биоиндикационным показателям, описывающим в числе прочих биообъектов микромицеты, биотестирование с использованием грибов способствует обеспечению экологического контроля и представляет ценность в отношении прогнозирования развития экологической ситуации.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В.А. Закономерности изменения водных биогеоценозов под воздействием антропогенных факторов // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана: Тр. Междунар. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 2. С. 262–273.
- Абакумов В.А. Система гидробиологического контроля качества природных вод СССР // Актуальные проблемы охраны окружающей среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии: Науч. симпоз. Мюнхен, 1981. С. 491–529.
- Абакумов В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз., Нальчик, 1–12 июня 1990 г. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 18–40.
- Абакумов В.А., Максимов В.Н. Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем // Тр. Сов.-фр. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 104–117.
- Аветов Н.А., Дорофеева Е.И., Семенова Т.А., Терехова В.А., Трофимов С.Я., Шведчикова Н.К. Отдаленные последствия аварийного разлива нефти на состояние пойменных экосистем Печорского бассейна // Экологическая безопасность бассейнов крупных рек. 2: Тез. докл. Междунар. конф., Россия, Тольятти, 14–18 сент., 1998. Тольятти: ИЭВБ РАН. 1998. С. 48.
- Алифанов В.М., Гугалинская Л.А. Экологическое направление в российском почвоведении: понятийно-терминологические вопросы // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 2. С. 275.
- Алтон Л.В. Жизнеспособность некоторых видов рода *Fusarium* в морской и речной воде, содержащей дизельное топливо // Микология и фитопатология. 1986. Т. 23, № 4. С. 252–258.
- Алтон Л.В. Жизнеспособность различных культур микроскопических грибов дерново-подзолистой почвы при разных температурах морской и речной воды // Микробиология. 1983. Т. 52. № 3. С. 482–486.
- Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.
- Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Демкина Т.С. Оценка устойчивости микробных комплексов почв к антропогенным воздействиям // Почвоведение. 2002. № 5. С. 580–587.
- Аннотированный перечень аттестованных методик выполнения измерений содержания загрязняющих веществ в объектах окружающей среды / Под ред. Л.А. Конопелько. СПб., 1998.

- Антропогенная экология микровицетов, аспекты математического моделирования и охраны окружающей среды: Тез докл. Всесоюз. конф. Киев, 1990. 112 с.
- Арефьев С.П. Трансформация биоты в импактных зонах городов Тюменского Севера и ее использование в биоиндикации // III Междунар. конф. «Освоение Севера и проблемы рекультивации»: Тез. докл. Сыктывкар, 1996. С. 6–9.
- Арефьев С.П., Мухин В.А. Структурно-функциональная организация ценоза ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1997. С. 7–9.
- Бабьева Е.Н. Сравнительно-экологические исследования микровицетов из почв отдаленных географических районов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 23 с.
- Бабьева Е.Н., Сизова Т.П. Микровицеты в почвах арктиотундровых экосистем // Почвоведение. 1983. № 10. С. 98–101.
- Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989.
- Бабьева И.П., Левин С.В., Решетова И.С. Изменение численности микроорганизмов в почвах при загрязнении тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 115–120.
- Базилевич Н.И., Гребеницкова О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 296 с.
- Безуглова О.С., Вальков В.Ф., Казеев К.Ш. и др. Влияние высоких концентраций тяжелых металлов на гумусное состояние и биологическую активность чернозема обыкновенного карбонатного // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки. 1999. № 1. С. 65–71.
- Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 81 с.
- Беспамятников Г.П., Кротов А.Ю. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. Л.: Наука, 1985. 528 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Билай В.И., Коваль Э.З. Рост грибов на углеводородах нефти. Киев: Наук. думка, 1980. 337 с.
- Биоиндикация и токсикология / Ред. Д.А. Криволуцкий. М.: Наука, 1990. 288 с.
- Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья / Ред. Д.А. Криволуцкий. М.: Наука, 1982. 144 с.
- Блинохватов А.Ф., Денисова Г.В., Иванов А.И., Ильин Д.Ю. Влияние соединений селена на рост и развитие грибов. I. Микровицеты // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, № 5. С. 42–46.
- Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В.Г. Стороженко и др. М.; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. С. 9–25.

- Бондарцева М.А., Лосицкая В.М., Свищ Л.Г. Влияние антропогенного фактора на распространение афиллофоровых грибов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. Всерос. конф. М., 1994. С. 10–11.
- Борисова В.Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. Киев: Наук. думка, 1988. 252 с.
- Брындина Е.В. Влияние техногенного загрязнения на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. IV Междунар. конф. М., 1997. С. 18–19.
- Булавко И.А., Наплекова Н.Н. Влияние свинца на микрофлору дерново-подзолистой почвы и чернозема выщелоченного // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1984. № 18/3. С. 36–39.
- Булат С.А., Мироненко Н.В., Жолкевич Ю.Г. Генетическая структура почвенной популяции гриба *Fusarium oxysporum* Schlecht: молекулярная реидентификация вида и генетическая дифференциация изолятов методом полимеразно-цепной реакции с универсальными праймерами (УП-ПЦР) // Генетика. 1995. Т. 31. С. 315–323.
- Булгаков Н.Г. Использование данных биологического и физико-химического мониторинга пресноводных экосистем для оценки антропогенного и природного воздействия на биоту // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга. Сыктывкар, 2001. С. 21.
- Бурова Л.Г. Экология грибов-макромицетов. М., 1986. 222 с.
- Важенин И.Г. О разработке предельно допустимых концентраций (ПДК) химических веществ в почве // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 1983. Вып. 35. С. 3–6.
- Валиханов Б.Г. Водные гифомицеты как компонент биоценоза р. Малая Алматинка // Экологические аспекты водной микробиологии. Новосибирск: Наука, 1984. С. 90–98.
- Валиханов Б.Г. Микобиота озера Балхаш: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1988. 22 с.
- Валиханов Б.Г. Низшие водные грибы озера Балхаш // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1986. № 3. С. 22–27.
- Валиханов Б.Г. Эколого-флористическое изучение водных грибов озера Балхаш // Изучение грибов в биогеоценозах: Материалы III Всесоюз. конф., Ташкент, 23–26 апр., 1985. Ташкент: Фан, 1985. С. 25.
- Вальков В.Ф., Колесников С.И., Казеев К.Ш., Тащев С.С. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микроскопические грибы и *Azotobacter* чернозема обыкновенного // Экология. 1996. № 5. С. 388–390.
- Варданян Г.С. Видовой состав и количественное распределение бактериальной и грибной флоры озера Севан и впадающих в него рек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Абовян, 1988. 23 с.
- Веселкин Д.В. Влияние загрязнения тяжелыми металлами и сернистым газом на эктомикоризы *Picea obovata* и *Abies sibirica* // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, № 1. С. 20–27.

- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воробейчик Е.Л., Фарафонов М.Г. Пространственные аспекты определения нагрузки на экосистемы (по данным загрязнения снежного покрова) // Проблемы устойчивости биологических систем: Тез. докл. Харьков, 1990. С. 88–90.
- Воронин Л.В. Грибы, развивающиеся на лещах и судаках некоторых пресных водоемов // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, № 5. С. 353–361.
- Воронин Л.В. Микофлора некоторых видов рыб Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 76. С. 11–15.
- Воронин Л.В. Сапротрофные грибы озер Эстонии // Микология и фитопатология. 1989а. Т. 23, № 3. С. 197–202.
- Воронин Л.В. Грибы рода *Phoma* Sacc. из воды и рыб пресных водоемов // Там же. 1989б. Т. 23, № 1. С. 19–27.
- Воронин Л.В. Влияние промышленных стоков на состояние микобиоты леща Рыбинского водохранилища // Там же. 1992. Т. 26, № 1. С. 15–19.
- Воронин Л.В., Захарова Л.И. Численность и состав грибов в озерах Латвийской ССР и Ярославской области // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1988. № 78. С. 11–14.
- Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. 254 с.
- Вудивис Ф.С. Совместные англо-советские биологические исследования в Ноттингеме в 1977 г. // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. II сов.-англ. семинара. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 117–189.
- Гагкаева Т.Ю. Внутривидовое разнообразие гриба *Fusarium graminearum* // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апреля 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 179–180.
- Гарибова Л.В., Завьялова Л.Ф., Инсарова И.Д. и др. Морфология и физиология чистых культур: вегетативная стадия, базидиомы *Lentinus edodes* (Berk.) Sing // Там же. 2002. С. 279–280.
- Гарибова Л.В. Обзор и анализ современных систем грибов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1999. 28 с.
- Гарифуллина Г.Ф., Долгова А.В., Инсарова И.Д., Дьяков Ю.Т. Структура популяций фузариевых грибов, поражающих рожь в Башкирии // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30. С. 43–51.
- Гелетин Ю.В., Замолотчиков Д.Г., Левич А.П. и др. Оценка и прогноз состояния водных экосистем методом экологических модификаций // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз., СССР, Нальчик, 1–12 июня 1990 г. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 329–339.
- Гельцер Ю.Г. Биологическая диагностика почв. М.: Изд-во МГУ, 1986. 80 с.

- Герасименко В.Г. Тяжелые металлы в сельскохозяйственных растениях фоновых зон лесостепи СССР // Тяжелые металлы в окружающей среде. М., 1980. С. 98–103.
- Гиль Т.А., Балаян А.Э., Стом Д.И. Метод биотестирования по гашению люминесценции светящихся бактерий // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 15–17.
- Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи соврем. биологии, 1996. Т. 116, вып. 4. С. 493–505.
- Глазовская М.А. Принципы классификации почв по их устойчивости к химическому загрязнению // Земельные ресурсы мира, их использование и охрана. М.: Наука, 1978. С. 85–89.
- Глазовская М.А. Способность окружающей среды к самоочищению // Природа. 1979. № 3. С. 71–79.
- Глазовская М.А. Проблемы и методы оценки эколого-геохимической устойчивости почв и почвенного покрова к техногенным воздействиям // Почвоведение. 1999. № 1. С. 114–124.
- Головченко А.В., Полянская Л.М. Сезонная динамика численности и биомассы микроорганизмов по профилю почвы // Почвоведение. 1996. № 10. С. 1227–1233.
- Голубева О.Г. Определитель грибов России. Класс Хитридиомицеты. Вып. 1. СПб.: Мир и семья, 1995. 166 с.
- Голубкова Э.Г. *Paramecium caudatum* Ehrenberg – токсикологический тест-объект // Гидробиол. журн. 1978. Т.14, № 2. С. 183–193.
- Гончарук Е.Е., Сидоренко Г.И. Гигиеническое нормирование химических веществ в почве: Руководство. М., 1986. 320 с.
- Горбунова Е.А., Терехова В.А. Тяжелые металлы как фактор стресса для грибов: Проявление их действия на клеточном и организменном уровнях // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29, № 4. С. 63–69.
- Гордиенко П.В., Карпушкина Т.М., Хабаров А.В. и др. Биоразнообразие дереворазрушающих грибов как показатель экологического состояния лесных экосистем // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 51.
- Горленко М.В. Функциональное биоразнообразие почвенных микроорганизмов: Подходы к оценке // Тр. конф. «Перспективы развития почвенной биологии». М., 2001. С. 228–234.
- Горленко М.В., Рабинович Л.Л., Градова Н.Б., Кожевин П.А. Индикация загрязнения почв синтетическими моющими средствами по функциональной реакции почвенного микробного комплекса // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1996. № 1. С. 64–69.
- ГОСТ 17.4.3.06-86 (СТ СЭВ 5301-85). Охрана природы. Почвы. Общие требования к классификации почв по влиянию на них химических загрязняющих веществ. М., 1986.
- Григорьев А.М. Влияние кадмия на развитие спор и фрагментов мицелия фитопатогенного гриба *Fusarium oxysporum* // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 51.

- Григорьев А.М. Особенности развития микроскопических грибов под клевером при загрязнении почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 22 с.
- Григорян К.В., Галстян А.Ш. Влияние загрязненных промышленными отходами оросительных вод на ферментативную активность почв // Почвоведение. 1979. № 3. С. 130–138.
- Гришина Л.А., Конорева И.А. Гумусное состояние дерново-подзолистых почв и влияние на него аэрозагрязнения // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1980. № 4. С. 36–40.
- Гришина Л.Г., Копчик Г.Н., Сапегина И.В. Биологическая активность почв и скорость деструкционных процессов // Влияние атмосферного загрязнения на свойства почв. М.: Изд-во МГУ, 1990а. С. 81–94.
- Гришина Л.Г., Макаров М.И., Недбаев Н.П. и др. Изменение свойств почв в условиях промышленного загрязнения // Влияние атмосферного загрязнения на свойства почв. М.: Изд-во МГУ, 1990б. С. 22–64.
- Грищенко Л.И. Микозы, микотоксикозы и альгивные болезни рыб // Итоги науки и техники. Ихтиология. М.: ВИНТИ, 1985. Т. 1. С. 161–189.
- Грищенко Л.И., Рудиков Н.И. Проблемы патологии и иммунитета при инфекционных болезнях рыб // Там же. 1985. Т. 1. С. 190–211.
- Громов Б.В., Мамкаева М.А., Мамкаева К.А. Хитридиевые грибы – паразиты желто-зеленой водоросли *Tribonema gayanum* // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. Разд. 2. С. 181–182.
- Громов Б.В., Фаламин А.А. Влияние некоторых экологических факторов на развитие *Rhizophyidium subangulosum* (Chytridiales) – паразита хлорококковой водоросли *Chlorococcum minutum* (Chlorococcales) // Там же. 2002. Разд. 2. С. 181.
- Гузев В.С., Бондаренко Н.Г., Бызов Б.А. и др. Структура инициированного микробного сообщества как интегральный метод оценки микробиологического состояния почвы // Микробиология. 1980. Т. 49, № 1. С. 134–140.
- Гузев В.С., Левин С.В. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях // Почвоведение. 1991. № 9. С. 50–62.
- Гузев В.С., Левин С.В., Звягинцев Д.Г. Реакция микробной системы почв на градиент концентраций тяжелых металлов // Микробиология. 1985. Т. 54, № 3. С. 414–420.
- Гутиева Н.М. Влияние выбросов промышленных предприятий через атмосферу на содержание и состав гумуса дерново-подзолистых почв // Докл. ТСХА. 1980. Вып. 258. С. 81–85.
- Данильченко О.П., Тушмалова Н.А., Бресткина М.Д. Экспресс-метод оценки качества природной и сточной воды по функциональному состоянию инфузорий спиростом // Методы биотестирования качества водной среды. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 40.

- Данилов В.С., Егоров Н.С. Бактериальная биолюминесценция. М.: Изд-во МГУ, 1990. 152 с.
- Дарага А.В. Популяционное изучение возбудителя пирикулярриоза риса – гриба *Pyricularia oryzae* Cav.: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 1986. 210 с.
- Дарага А.В., Галимова Л.М., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Исследование биохимического полиморфизма природных изолятов *Pyricularia oryzae* Cav. // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22, № 4. С. 329–335.
- Дарага А.В., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т., Джавахия В.Г. Изменчивость фитопатогенного гриба *Pyricularia oryzae* Cav. IV. Сравнительное изучение нестабильности моноконидиальных изолятов // Биол. науки. 1985. № 5. С. 84–89.
- Деградация и охрана почв / Под ред. Г.В. Добровольского. М.: Изд-во МГУ, 2002. 654 с.
- Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1995. 320 с.
- Дмитриев Е.А. Теоретические и методологические проблемы почвоведения. М.: Геос, 2001. 374 с.
- Дмитриева А.Г. Метод биотестирования по определению живых и мертвых клеток водорослей с помощью люминесцентной микроскопии // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 85–89.
- Дмитриева А.Г., Веселова Т.В., Веселовский В.А. Биотестирование сточных вод и их компонентов и биоиндикация природных вод с использованием люминесцентных методов // Методы биотестирования качества водной среды. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 21–34.
- Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: Академкнига, 2002. 282 с.
- Добровольский Г.В. Глобальный характер угрозы современной деградации почвенного покрова // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос, 1999а. С. 209–215.
- Добровольский Г.В. Значение почв в эволюции жизни и сохранении на земле биологического разнообразия // Там же. 1999б. С. 196–203.
- Добровольский Г.В., Гришина Л.А. Охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1985. 224 с.
- Добровольский Г.В., Розанов Б.Г., Гришина Л.А., Орлов Д.Г. Проблемы мониторинга и охраны почв // Докл. симпоз. VII Делегат. съезда Всесоюз. об-ва почвоведов, 9–13 сент. 1985 г. Ташкент, 1985. Ч. 6. С. 255–265.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экологические функции почвы: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1986. 137 с.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 251 с.
- Добровольский Г.В., Трофимов С.Я. Систематика и классификация почв (история и современное состояние). М.: Изд-во МГУ, 1996. 78 с.

- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Сохранение почв как незаменимого компонента биосферы: Функционально-экологический подход. М.: Наука: МАИК «Наука / Интерпериодика», 2000. 185 с.
- Добровольский Г.В., Прохоров А.Н., Яковлев А.С., Березин П.Н. Об охране почв // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 105.
- Докучаев В.В. Лекции о почвоведении. Первая лекция // Избр. соч. М.: Сельхозгиз, 1954. С. 321–326.
- Домашова А.А. О флоре водных фикомицетов Нижнего Поволжья // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, № 2. С. 188–193.
- Дорофеева Е.И. Распределение, запасы и формы органического вещества в почвах южной тайги (на примере Центрально-Лесного заповедника): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 24 с.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
- Дрейнер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.
- Дроздова Н.С., Терехова В.А., Зазовская Э.П., Трофимов С.Я. Разложение органического вещества почв древнерусских поселений при интродукции микромицетов // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 2001. № 4. С. 41–46.
- Дудка И.А. Водные грибы южной части Киевского Полесья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1965. 17 с.
- Дудка И.А. Грибы как компоненты водных биоценозов // Тез. докл. V Делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Киев, 1973. С. 337–338.
- Дудка И.А. Взаимоотношение водных гифомицетов с бактериальным населением водотоков // На главных путях научно-технического прогресса: Материалы VI съезда Всесоюз. микробиол. об-ва, Рига, 25–29 марта 1980 г. Рига, 1980. Т. 1. С. 79.
- Дудка И.А. Влияние абиотических факторов водной среды на развитие водных гифомицетов // Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюз. ботан. об-ва, Донецк, 11–14 мая, 1983. Донецк, 1983. С. 105.
- Дудка И.А. Годичная динамика водных гифомицетов водотоков Лагодехского заповедника // Материалы VI Закавказ. конф. по спорным растениям. Тбилиси, 1983а. С. 71–72.
- Дудка И.А. Водные несовершенные грибы СССР. Киев: Наук. думка, 1985. 188 с.
- Дудка И.А. Экологические основы формирования гидромикобиоты в разных типах водоемов // Конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана, Ташкент, 4–6 сент. 1989 г.: Тез. докл. Ташкент, 1989. С. 100–101.
- Дудка И.А., Исаева Н.М., Давыдов О.Н. Сапролегниозы рыб: Теоретические и практические аспекты изучения (1980–1986 гг.). Киев, 1988а. Ч. 1. 44 с.
- Дудка И.А., Давыдов О.Н., Исаева Н.М. Сапролегниозы рыб: Теоретические и практические аспекты изучения (1980–1986 гг.). Киев, 1988б. Ч. 2. 53 с.

- Дудка И.А., Исаева Н.М., Нагорная С.С. Грибы и их роль в патогенезе рыб // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, № 2. С. 166–176.
- Дьяков Ю.Т. Критерий биологического вида у грибов (с обзором таксономической структуры ризоктониеподобных грибов) // Там же. 1993. Т. 27, № 6. С. 68–82.
- Дьяков Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Муравей, 1998. 384 с.
- Дьяков Ю.Т., Пантелеймонова Т.И., Московкин Л.И. Использование метода электрофореза белков для исследований по таксономии и изменчивости грибов // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ. 1980. Т. 3. С. 106–149.
- Дьяков Ю.Т., Супрун Л.М. Вероятностный метод расчета частот генов вирулентности и его применение для анализа популяций возбудителей фитофтороза картофеля *Phytophthora infestans* // С.-х. биология. 1984. № 3. С. 111–118.
- Дьяков Ю.Т., Долгова А.В., Рыбакова И.Н., Багирова С.Ф. Дивергенция популяций фитопатогенного гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary в связи со специализацией к растениям-хозяевам // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55. С. 179–188.
- Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Об-во фитопатологов, 2001. 302 с.
- Евдокимова Г.А. Влияние меди и никеля на биологические процессы в почве // Микробиологические и фитопатологические исследования на Кольском Севере. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1984. С. 5–23.
- Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Кол. науч. центр РАН, 1995. 272 с.
- Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Влияние промышленного загрязнения на микрофлору почв // Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды: Тез. докл. конф. Пущино, 1975. С. 109–111.
- Евдокимова Г.А., Кислых Е.Е., Мозгова Н.П. Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного загрязнения на Крайнем Севере. Л.: Наука, 1984. 120 с.
- Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Влияние выбросов цветной металлургии на почву в условиях модельного опыта // Почвоведение. 2000. № 5. С. 630–638.
- Евтушенко Н.Ю., Сытник Ю.М., Осадчая Н.Н. Нормирование содержания тяжелых металлов в рыбах и формы нахождения их в воде // Проблемы устойчивости биологических систем: Тез. докл. конф. Харьков, 1990. С. 171–172.
- Егорова Л.Н. Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 207 с.
- Елпатьевский П.В. Эколого-геохимические принципы установления ПДК тяжелых металлов в почве // Химия в сел. хоз-ве. 1982. № 3. С. 10–11.

- Жарова Т.В., Карасева Л.М., Якушкин В.Я.* Биологическая очистка сточных вод гидролизных предприятий плесневыми грибами // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. М.: Наука, 1980. С. 200–204.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И.* Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. Киев: Наук. думка, 1982. 167 с.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И.* Меланинсодержащие грибы в экстремальных условиях. Киев: Наук. думка, 1988. 196 с.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И., Артышкова Л.В., Гаврилюк В.И.* Видовой состав микромицетов загрязненных радионуклидами почв // Микология и фитопатология. 1990а. Т. 24, № 3. С. 293–308.
- Жданова Р.Р., Василевская А.И., Артышкова Л.В., Гаврилюк В.И.* Динамика комплексов микромицетов загрязненных радионуклидами почв // Там же. 1990б. Т. 24, № 6. С. 504–512.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И., Артышкова Л.В. и др.* Комплексы почвенных микромицетов в зоне влияния Чернобыльской АЭС // Микробиол. журн. 1991. Т. 53, № 4. С. 3–9.
- Жданова Н.Н., Редчиц Т.И., Крендясова В.Г. и др.* Тропизм почвенных микромицетов под влиянием ионизирующего излучения // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28, № 5. С. 8–13.
- Жданова Н.Н., Захарченко В.А., Василевская А.И. и др.* Новый подход к выявлению микромицетов – биоиндикаторов радиационного загрязнения почв Украинского Полесья // Там же. 1995. Т. 29, № 1. С. 23–29.
- Жлоба Н.М.* О возможности оценки загрязнения лесных экосистем по микологическим показателям // Биомониторинг лесных экосистем: Матер. Междунар. школы-семинара. Каунас, 1987. С. 164–165.
- Жмур Н.С.* Государственный и производственный контроль токсичности методами биотестирования в России. М.: Междунар. дом сотрудничества, 1997. 114 с.
- Заварзин Г.А.* Заповедники для микробов // Природа. 1990. № 2. С. 39–45.
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004. 348 с.
- Загуральская Л.М., Зябченко С.С.* Воздействие промышленных загрязнений на микробиологические процессы в почвах бореальных лесов района Костомукши // Почвоведение. 1994. № 5. С. 105–110.
- Захарова Л.И.* Предварительные данные о количестве водных грибов в р. Волге // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1973. № 20. С. 7–9.
- Захарова Л.И.* Микологическое исследование некоторых северных водоемов // Там же. 1980. № 47. С. 4–7.
- Звягинцев Д.Г.* Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.
- Звягинцев Д.Г.* Современные проблемы экологии почвенных микроорганизмов // Микробиология окружающей среды. Алма-Ата, 1980. С. 65–78.
- Звягинцев Д.Г., Гузев В.С., Левин С.В. и др.* Диагностические признаки различных уровней загрязнения почвы нефтью // Почвоведение. 1989. № 1. С. 72–78.

- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П. и др. Роль микроорганизмов в биогеоценологических функциях почв // Почвоведение. 1992. Т. 24, № 6. С. 63–77.
- Звягинцев Д.Г., Кураков А.В., Умаров М.М., Филин З. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы // Там же. 1997. № 9. С. 2–8.
- Звягинцев Д.Г., Умаров М.М., Чернов Ю.И. и др. Микробные сообщества и их функционирование в процессах деградации и самовосстановления почв / Деградация и охрана почв / Под ред. Г.В. Добровольского. М.: Изд-во МГУ, 2002. С. 441–445.
- Зырин Н.Г., Обухов А.И., Малахов С.Г. и др. Научные основы разработки предельно допустимых количеств тяжелых металлов в почвах // Докл. симпоз. VII Делегат. съезда Всесоюз. об-ва почвоведов, 9–13 сент. 1985 г. Ташкент, 1985. Ч. 6. С. 276–281.
- Иванов Д.М. Видоидентификация микобионтов эктомикоризных окончаний *Picea abies* (L.) Karst. по профилю почвы с применением методов молекулярного анализа // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 183–184.
- Иванов Д.М. Микобионты эктомикориз *Picea abies* (L.) Karst. в ельнике черничном Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 26 с.
- Иванов А.И., Рязнов А.П., Сашенкова С.А. Воздействие ионов мышьяка на некоторые виды базидиальных грибов // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 54–55.
- Иванова А.Е. Изучение формирования микобиоты жилых помещений // Там же. 2002. С. 55.
- Иванова А.Е., Марфенина О.Е. Особенности формирования микроколоний микроскопических грибов при бесполом и вегетативном размножении // Микробиология. 1998. Т. 67, № 1. С. 132–133.
- Иенни Г. Факторы почвообразования / Пер. с англ. А.А. Роде. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 345 с.
- Извекова Г.И. Протеолитические свойства грибов, выделенных из водоемов // Микология и фитопатология, 1985. Т. 19, № 3. С. 221–225.
- Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеиздат, 1984. 560 с.
- Израэль Ю.А., Абакумов В.А. Об экологическом состоянии поверхностных вод СССР и критериях экологического нормирования // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз. Нальчик, 1991. С. 7–18.
- Ильин В.Б. О нормировании тяжелых металлов в почве // Почвоведение. 1986. № 9. С. 90–98.
- Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.
- Ильин В.Б. О надежности гигиенических нормативов содержания тяжелых металлов в почве // Агрохимия. 1992. № 12. С. 78–85.

- Ильин В.Б., Байдина Н.Л., Конарбаева Г.А., Черевко А.С.* Содержание тяжелых металлов в почвах и растениях Новосибирска // *Агрохимия*. 2000. № 1. С. 66–73.
- Ильина В.Я., Богомолова Т.С., Чилина Г.А.* Микоэкология больничных помещений // *Современная микология в России. Тез. докл. I съезда микологов России*, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 54.
- Инсарова И.Д., Инсаров Г.Э.* Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л.: Гидрометеиздат, 1989. Т. 12. С. 113–175.
- Исаев А.С.* Мониторинг разнообразия лесов России // *Мониторинг биоразнообразия*. М., 1997. С. 33–43.
- Исакова Е.Ф., Колосова Л.В.* Метод биотестирования с использованием дафний // *Методы биотестирования вод*. Черноголовка, 1988. С. 50–57.
- Исакова Е.Ф., Колосова Л.В.* Проведение токсикологических исследований на дафниях // *Методы биотестирования качества водной среды*. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 51–62.
- Исмаилов Н.М.* Микробиология и ферментативная активность нефтезагрязненных почв // *Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем*. М.: Наука, 1988. С. 42–56.
- Исмаилов Н.М., Пиковский Ю.И.* Современное состояние методов рекультивации нефтезагрязненных земель // *Там же*. 1988. С. 222–230.
- Итоги апробации методов биотестирования, разработанных в соответствии с планом НИОКР на 1981–85 гг. по развитию контроля природных и сточных вод: Доклад ВНТК, образованной постановлением МНТС при ГКНТ СМ СССР № 138 от 6.04.83 г. М., 1986.*
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Капустина Л.Л., Иоффина И.В.* Влияние абиотических факторов на численность бактериопланктона и водных грибов Ладожского озера // *Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф., Иркутск, 5–10 сент., 1988. Иркутск, 1988*. С. 56.
- Каратыгин И.В.* Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем // *Ботан. журн.* 1994. Т. 79, № 2. С. 13–20.
- Каратыгин И.В.* Проблемы макросистематики грибов // *Микология и фитопатология*. 1999. Т. 33, № 3. С. 150–165.
- Карпачевский Л.О.* Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 261 с.
- Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Мифтахова А.М.* Биологическая активность нефтезагрязненных почв. Уфа: Гилем, 2001. 376 с.
- Кирцидели И.Ю.* Почвенные микромицеты горных тундр (Полярный Урал и плато Путорана) // *Микология и фитопатология*. 2001. Т. 35, № 5. С. 48–54.
- Кирцидели И.Ю.* Дифференциация комплексов почвенных микромицетов Арктических территорий // *Современная микология в России:*

- Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 57.
- Кирицдели И.Ю., Воробьев Н.И., Терешенков О.М. Сообщества микромицетов из почв подзоны типичных тундр в районе северного побережья Таймырского озера // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30, № 2. С. 9–13.
- Кирицдели И.Ю., Томилин Б.А. Почвенные микромицеты архипелага Северная Земля // Там же. 1997. Т. 34, № 6. С. 1–6.
- Клясова Г.А., Петрова Н.А., Алехина Л.К. Особенности комплексов микроскопических грибов воздуха в отделениях ГНЦ РАМН // Современная микология в России. Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 59.
- Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str. Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, № 4. С. 300–314.
- Коваленко А.Е., Иванов Д.М. Таксономическая интерпретация генетической неоднородности видов в порядке Nuytrophorales // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв.: Тез. докл. II(X) съезда Рос. ботан. об-ва. СПб., 1998. Т. 2. С. 12.
- Коваленко А.Е., Морозова О.В. Агарикоидные и гастероидные макромицеты Ленинградской области // Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. Сер. 6. 1999. Т. 2: Биоразнообразие Ленинградской области, ч. 1. С. 89–140.
- Коваленко А.Е., Колмаков П.Ю., Морозова О.В., Попов Е.С. Материалы к изучению макромицетов национального парка «Себежский» // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, № 5. С. 37–49.
- Коваль Э.З., Сидоренко Л.П. Микодеструкторы промышленных материалов. Киев: Наук. думка, 1989. 192 с.
- Ковда В.А. Происхождение и режим засоленных почв. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 302 с.
- Кожевин П.А. Люминесцентно-микроскопическое изучение комплекса микроорганизмов и отдельных микробных популяций в почве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 21 с.
- Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 174 с.
- Кожевин П.А. Популяционная экология почвенных микроорганизмов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 55 с.
- Кожевин П.А., Рабинович Н.А., Белов А.П., Градова Н.Б. Влияние загрязнения поверхностно-активными веществами на устойчивость бактериального комплекса чернозема // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1994. № 1. С. 55–57.
- Коколия Т.Г. Изучение водного гриба *Leptomitus lacteus* Ag. В связи с загрязнением реки Невы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 22 с.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш. Использование показателей биологической активности при мониторинге и диагностике почв, загрязнен-

- ных тяжелыми металлами // Антропогенная деградация почвенного покрова и меры ее предупреждения: Тез. докл. Всерос. конф. Москва, 1998. Т. 1. С. 49–50.
- Колесников С.И., Коваленко В.Д., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на содержание в черноземе обыкновенном подвижных форм азота и фосфора // *Агрохимия*, 1999а. № 2. С. 73–78.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микробную систему чернозема // *Почвоведение*. 1999б. № 4. С. 505–511.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на эколого-биологические свойства чернозема обыкновенного // *Экология*. 2000а. № 3. С. 193–201.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Экологические последствия загрязнения почв тяжелыми металлами. Ростов н/Д: Изд-во СКНЦ ВШ, 2000б. 232 с.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на щелочно-кислотные и окислительно-восстановительные условия в черноземе обыкновенном // *Агрохимия*. 2001. № 9. С. 54–59.
- Колесникова Н.М., Плещеева О.В.* Микробиоценоз почвы в условиях нефтяного загрязнения // *Микробиологические методы защиты окружающей среды*. Пущино, 1988. С. 144–145.
- Колонтаева Н.В.* Ксилотрофные базидиомицеты в условиях атмосферного загрязнения // *Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 59–60.*
- Конорева И.А.* Гумусное состояние дерново-подзолистых почв фоновых и техногенных ландшафтов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Контроль химических и биологических параметров окружающей среды: Энциклопедия «Экометрия». СПб., 1998.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И., Манченко Г.П.* Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
- Кочкина Г.А., Мирчинк Т.Г., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г.* Радиальная скорость роста колоний грибов в связи с их экологией // *Микробиология*. 1978. Т. 47, № 5. С. 964–965.
- Кривоуцкий Д.А.* Почвенная фауна в экотоксикологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.
- Кривоуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А., Смирнов Е.Г.* Биоиндикация и экологическое нормирование на примере радиоэкологии // *Журн. общ. биологии*. 1986. Т. 47, № 4. С. 468–478.
- Кривоуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А.* Биоиндикация и экологическое нормирование // *Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Докл. Всесоюз. симпоз., Звенигород, 1985. М.: Наука, 1987. С. 18–27.*
- Критерии отнесения опасных отходов к классу опасности для окружаю-

- щей природной среды, утверждены приказом Министерства природных ресурсов России 15 июня 2001 г. № 511. М., 2001.
- Крутов В.И. Некоторые итоги и перспективы изучения афиллофоровидных грибов (*Aphyllorphorales s. lato*) в лесных экосистемах Республики Карелия // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 61.
- Кудряшов С.В., Яковлев А.С., Терехова В.А. Экологическое нормирование состояния почв в окрестностях горно-обогатительного комбината «Костомукшский» // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. об-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 112.
- Кузнецов Е.А. Грибы водных экосистем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 65 с.
- Кузнецов Е.Д. Траустохитриевый гриб *Jaropochytrium marinum* в соленых водоемах на территории бывшего Советского Союза. М., 1996. 20 с.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
- Кураков А.В. Грибы в круговороте азота в почвах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 50 с.
- Кураков А.В., Гузев В.С., Степанов А.Л. и др. Минеральные удобрения как фактор антропогенного воздействия на почвенную микрофлору // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 47–85.
- Куркин К.А. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 3. С. 40–56.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
- Ларцева Л.В. Профилактика и терапия сапролегниоза икры осетровых и белорыбицы при искусственном их разведении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 22 с.
- Ларцева Л.В. Сапролегниевые грибы на икре осетровых и лососевых рыб // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 103–107.
- Лебедева Е.В. Микромицеты – индикаторы техногенного загрязнения почв // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность: Тр. Междунар. конф. СПб., 2000. С. 173–176.
- Лебедева Е.В., Лугаускас А.Ю. Влияние промышленного загрязнения на почвенные микромицеты // Микология и фитопатология. 1985а. Т. 19, № 1. С. 16–19.
- Лебедева Е.В., Лугаускас А.Ю. Микофлора почв, подверженных влиянию газообразных выбросов суперфосфатного завода // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1985б. С. 12–20.
- Лебедева Е.В., Каневская И.Г., Трилесник Г.И. Влияние нефтехимических загрязнений на микромицеты почвы // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1988. № 4. С. 31–35.
- Лебедева Е.В., Канивец Т.В. Микромицеты почв, подверженных влиянию горно-металлургического комбината // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, № 2. С. 111–116.

- Лебедева Е.В., Назаренко А.В., Козлова И.В., Томилин Б.А. Влияние возрастающих концентраций меди на почвенные микромицеты // Там же. 1999. Т. 33, № 4. С. 257–262.
- Левин С.В. Микробиологическая диагностика загрязнения почв тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 21 с.
- Левин С.В., Гузев В.С., Асеева И.В. и др. Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5–46.
- Левин С.В., Халимов Э.М., Гузев В.С. Эколого-токсикологическое нормирование содержания нефти в почве с использованием лабораторных моделей // Токсикол. вестн. 1995. № 1. С. 11–15.
- Левитин М.М. Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. Л.: Агропромиздат, 1986. 208 с.
- Левич А.П. Биотическая концепция контроля природной среды // Докл. РАН. 1994. Т. 337, № 2. С. 280–282.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1984.
- Лекомцева С.Н. Внутривидовая структура *Russinia graminis* Pers.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 37 с.
- Литвинов М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 302 с.
- Лихачев А.Н., Еланский С.Н. Эколого-трофические ниши *Stachybotrys chartarum* Corda // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 66.
- Лугаускас А.Ю., Микульскене А.И., Шляужене Д.Ю. Каталог микромицетов – биодеструкторов полимерных материалов. М.: Наука, 1987. 340 с.
- Логвиненко Л.И. Эколого-систематический обзор фикомицетов некоторых водоемов Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1972. 23 с.
- Логофет Д.О., Свирежев Ю.М. Экологическая стабильность и лагранжева устойчивость: Новый взгляд на проблему // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. Т. 7. С. 253–258.
- Лозановская И.Н., Орлов Д.С., Садовникова Л.К. Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении: Учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1998. 287 с.
- Лопатин В.Д. О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных материалов // Экология. 1988. № 1. С. 23–28.
- Максимов В.Н. Основные понятия общей экологии // Экология микроорганизмов. М.: Академия, 2004. С. 12–28.
- Максимов В.Н., Булгаков Н.Г., Левич А.П., Терехин А.Т. Методика применения детерминационного анализа данных мониторинга для целей экологического контроля природной среды // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 121, вып. 2. С. 131–143.
- Маркелов А.В., Минеева Н.Я., Гордиенко П.В. Грибы в системе биоин-

- дикации радиационных нагрузок // Биоиндикация и биомониторинг. М., 1991. С. 14–32.
- Марфенина О.Е.* Реакция комплекса микроскопических грибов на загрязнение почв тяжелыми металлами // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1985. № 2. С. 46–50.
- Марфенина О.Е.* Особенности жизненных циклов микроскопических грибов в почвах при антропогенном воздействии // Антропогенная экология микромицетов. Киев, 1990. С. 12–13.
- Марфенина О.Е.* Микологический почвенный мониторинг: Возможности и перспективы // Почвоведение. 1994. № 1. С. 75–80.
- Марфенина О.Е.* Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 49 с.
- Марфенина О.Е., Макарова Н.А.* Комплекс почвенных микромицетов как показатель восстановления рекреационно-нарушенных биогеоценозов // Биол. науки. 1984. № 9. С. 99–104.
- Марфенина О.Е., Жевелева Е.М., Зарифова З.А. и др.* Влияние нормированных рекреационных нагрузок на свойства бурых лесных почв // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1984а. № 3. С. 52–58.
- Марфенина О.Е., Макарова Н.А., Самсонова В.П.* Влияние рекреационного вытаптывания на микроскопические грибы в почве // Там же. 1984б. № 2. С. 28–31.
- Марфенина О.Е., Мирчинк Т.Г.* Микроскопические грибы при антропогенном воздействии на почву // Почвоведение. 1988. № 9. С. 107–112.
- Марфенина О.Е., Каравайко Н.М., Иванова А.Е.* Особенности комплексов микроскопических грибов урбанизированных территорий // Микробиология. 1996. Т. 65, № 1. С. 119–124.
- Марфенина О.Е., Иванова А.Е., Кулько А.Б. и др.* Особенности распространения оппортунистических грибов во внешней среде // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 68.
- Марченко А.М.* Грибы – возбудители микозов рыб на рыбоводных заводах Сахалина // Микология и фитопатология. 1988. Т. 18, № 22. С. 212–216.
- Маторин Д.Н., Венедиктов П.С., Маренков В.С., Попов И.В.* Применение метода регистрации замедленной флуоресценции для биотестирования загрязненности природных вод гербицидами и фитотоксическими веществами // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. Л.: Гидрометеиздат, 1987. Вып. 1. С. 18–25.
- Маторин Д.Н., Вавилин Д.В., Попов И.В., Венедиктов П.С.* Метод биотестирования природных вод с применением регистрации замедленной флуоресценции микроводорослей // Методы биотестирования качества водной среды. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 10–20.
- Медведева М.В.* Биологическая диагностика аэротехногенного загрязнения почв северотаежной подзоны Карелии (на примере Костомукшского ГОКа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 25 с.

- Мельник В.А., Пыстина К.А. Дейтеромицеты и водные оомицеты окрестностей Сыктывкара // Новости систематики низш. растений. 1990. Т. 27. С. 78–81.
- Мельник В.А. Класс Coelomomycetes. Редкие и малоизвестные роды. СПб.: Наука, 1997. 281 с. (Определитель грибов России; Вып. 1).
- Мельник В.А. Класс Nuythomycetes. СПб.: Наука, 2000. 371 с. (Определитель грибов России; Вып. 1).
- Методическое руководство по биотестированию воды (РД 118-02-90) / Госкомприроды СССР. М., 1991.
- Методические рекомендации по выявлению деградированных и загрязненных земель // Сборник нормативных актов «Охрана почв». М.: РЭФИА, 1996. С. 174–196.
- Методы биотестирования качества водной среды / Ред. О.Ф. Филенко. М.: Изд-во МГУ, 1989.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Ред. Д.Г. Звягинцев. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Методы экспериментальной микологии. Справочник / И.А. Дудка и др. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.
- Мещерякова Р.И. Питиевые грибы сточных вод // Материалы I конф. по споровым растениям Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 194–196.
- Мещерякова Р.И., Логвиненко Л.И. Видовой состав рода *Rythium* Pringsh. в водоемах Украинской ССР // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, № 6. С. 541.
- Микроорганизмы и охрана почв / Ред Д.Г. Звягинцев. М.: Изд-во МГУ, 1989. 206 с.
- Милько А.А. Грибы рода *Saprolegnia* (Phycomycetes) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1982. № 46 (49). С. 33–56.
- Милько А.А. Микологическая характеристика основных рек Европейской части СССР // Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюз. ботан. об-ва, Донецк, 11–14 мая 1983 г. Донецк, 1983. С. 111.
- Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наук. думка, 1974. 303 с.
- Милько А.А., Белякова Л.А. Видовой состав грибов реки Волги // Микробиология. 1968. Т. 37, № 5. С. 944–946.
- Милько А.А., Захарова Л.И. Роль микофлоры Волги и некоторых северных водоемов в процессах самоочищения и биоиндикации вод // Вод. ресурсы. 1984. № 2. С. 94–98.
- Минеев В.Г., Ремне Е.Х. Агрохимия, биология и экология почвы. М.: Росагропромиздат, 1990. 206 с.
- Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М. Устойчивое развитие – продовольственная безопасность – агроэкология // Экология. 2000. № 3. С. 180–184.
- Мирчинк Т.Г. О грибах, обуславливающих токсичность дерново-подзолистых почв различной степени окультуренности // Микробиология. 1957. Т. 26, № 1. С. 78–85.

- Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
- Мирчинк Т.Г., Степанова Л.Н., Марфенина О.Е., Озерская С.М. Характеристика комплексов грибов микромицетов некоторых почв Советского Союза // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1981. № 1. С. 61–66.
- Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е. Способы выявления типичных для определенных условий комплексов микроскопических грибов на основе характеристики их структуры // Биол. науки. 1982. № 11. С. 61–66.
- Мирчинк Т.Г., Паников Н.С. Современные подходы к оценке биомассы и продуктивности грибов и бактерий в почве // Усп. микробиологии. 1985. Вып. 20. С. 198–226.
- Михайлова Л.А., Тырышкин Л.Г. Популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Успехи соврем. биологии. 1994. № 9. Р. 81–95.
- Михайловский Г.Е., Пучков А.П., Малицкий С.В. Экологическое нормирование как концептуальная база экологической экспертизы // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз. Нальчик, 1–12 июня 1990 г. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 348–361.
- Михеева И.В. Сапролегниевые грибы на различных водных организмах // Биол. науки. 1969. № 3 (63). С. 63–68.
- Мишустин Е.Н. Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы // Успехи соврем. биологии. 1954. Т. 37, № 1. С. 1–21.
- Мишустин Е.Н., Перцовская М.И., Горбов В.А. Санитарная микробиология почвы. М., 1979. 304 с.
- Можина И.А., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Сравнительное изучение популяций *Thielaviopsis basicola* (Berk. Et Br.) Ferraris. III. Электрофоретические спектры белковых систем // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, № 4. С. 271–276.
- Мозолевская Е.Г., Кузьмичев Е.П., Шленская Н.Н., Терехова В.А. и др. Оценка состояния и устойчивости лесов зеленой зоны города Тольятти. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. 92 с.
- Моисеевская Т.А. Эколого-экономическая сбалансированность промышленных узлов. Саратов, 1989. 214 с.
- Морозова Е.В. Прорастание, хранение и химический состав конидий *Aspergillus niger* v. Tieghem – продуцента лимонной кислоты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.
- Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты Ленинградской области. I. История изучения и некоторые новые данные // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, № 5. С. 322–330.
- Морозова О.В., Коваленко А.Е. Агарикоидные базидиомицеты Ижорской возвышенности // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России: Материалы Регион. науч. конф., посвящ. 10-летию Валдайского нац. парка. Великий Новгород, 2000. С. 261–270.
- Мотузова Г.В. Загрязнение почв и сопредельных сред. М.: Изд-во МГУ, 2000. 71 с.

- Мотузова Г.В. Содержание, задачи и методы почвенно-экологического мониторинга // Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв / Под ред. Д.С. Орлова и В.Д. Васильевской. М.: Изд-во МГУ, 1994.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 229 с.
- Мухин В.А. Индикация антропогенных трансформаций лесной микобиоты // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. Всерос. конф., Москва, 27–29 сент. 1994 г. М., 1994. С. 50–52.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В. и др. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В.Г. Стороженко и др. М.; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. С. 26–36.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Пауков А.Г. Реакция симбионтов эктомикоризных и лишайниковых ассоциаций на техногенные воздействия // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 72.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Назаренко А.В., Лебедева Е.В., Томилин Б.А., Зачиняев Я.В. Эколого-микробиологическая характеристика состояния почвы и воды в техногенных условиях Крайнего Севера // Охрана окружающей среды, вопросы экологии и контроль качества продукции. М.: НИИТЭХИМ, 1994. Вып. 4. С. 26–30.
- Назарова О.Н., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Вегетативная гибридизация *Thielaviopsis basicola* (Berk. Et Br) Ferraris // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, № 6. С. 523–528.
- Наплекова Н.Н., Степанова М.Д. Влияние тяжелых металлов (свинца и кадмия) на микрофлору выщелоченного чернозема и дерново-подзолистой почвы // Вопросы метаболизма почвенных микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1981.
- Наумов А.Н., Переченко В.С., Жирков В.М. Некоторые аспекты экологии микроскопических водных грибов // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 73.
- Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко, М.А. Бондарцева, В.А. Соловьев, В.И. Крутов. М., 1992. 221 с.
- Нездомийного Э.Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов-макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала // Микология и фитопатология. 1968. Т. 1, № 2. С. 151–157.
- Нейш Г., Хьюз Г. Микозы рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. 96 с.
- Никитин Е.Д. Почва как биокосная полифункциональная система, разнообразие и взаимосвязь почвенных экофункций // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос, 1999. С. 74–81.

- Никитина З.И.* Микробиологический мониторинг наземных экосистем. Новосибирск: Наука, 1991. 222 с.
- Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.
- Новожилова М.И.* Аспорогенные дрожжи и их роль в водоемах. Алма-Ата: Наука КазССР, 1979. 200 с.
- Новожилова М.И., Семенченко Г.В., Мукашев Н.З.* Микрофлора Аральского моря в условиях меняющегося гидрологического режима. Алма-Ата: Наука КазССР, 1985. 220 с.
- Номоконова В.И., Выхристюк Л.А., Тарасова Н.Г.* Трофический статус Васильевских озер в окрестностях г. Тольятти // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2001. Т. 3, № 2. С. 273–278.
- Оборин А.А., Калачникова И.Г., Масливец Т.А. и др.* Самоочищение и рекультивация нефтезагрязненных почв Предуралья и Западной Сибири // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем / Под ред. М.А. Глазовской. М.: Наука, 1988. С. 140–168.
- Обухов А.И., Ефремова Л.Л.* Охрана и рекультивация почв, загрязненных тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы. М.: Изд-во МГУ, 1988. Ч. I. С. 23–36.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 328 с.
- Озерская С.М.* Структура комплексов почвенных грибов-микробиот двух лесных биоценозов зоны смешанных лесов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 142 с.
- Озерская С.М., Мирчинк Т.Г.* Смена видов грибов-микробиот по мере разложения березового опада // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, № 2. С. 97–101.
- Определение токсичности воды, осадков сточных вод и почв по смертности инфузорий. Свид. о метр. аттестации № 01.19.229/2000. М.: МГУ, 2000. 36 с.
- Определение токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. ФР 1.1.39.2001-00-282. М.: Акварос, 2001а. 48 с.
- Определение токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. ФР 1.1.39.2001-00-283. М.: Акварос, 2001б. 48 с.
- Определение токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по изменению уровня флуоресценции хлорофилла и численности клеток водорослей. ФР 1.1.39.2001-00-284. М.: Акварос, 2001с. 44 с.
- Оразов Х.Н.* Микробиоты целинных почв Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1989. 294 с.
- Орлов Д.С., Малинина М.С., Мотузова Г.В. и др.* Химическое загрязнение почв и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 303 с.
- Осипян Л.Л., Акопян Л.А.* Пространственное распределение водных оомицетов высокогорного озера Севан в связи с антропогенным евтрофированием // Изучение грибов в биогеоценозах: Материалы

- III Всесоюз. конф., Ташкент, 23–26 апр., 1985. Ташкент: Фан, 1985. С. 89–90.
- Осипян Л.Л., Акопян Л.А. Сравнительная характеристика видового состава водных грибов озер Армянской ССР, расположенных в различных высотных поясах // Лимнология горных водоемов: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Севан, 11–15 сент., 1984. Ереван, 1984. С. 212–213.
- Островерхова Г.П., Донников С.В., Мерзляков А.Л., Моисеева М.С. Грибные сообщества как объекты регионального мониторинга и биоиндикации загрязнений тяжелыми металлами // Сиб. экол. журн. 2002. Т. 9, № 1. С. 35–40.
- Остроумов С.А. Критерии экологической опасности антропогенных воздействий на биоту: Поиски системы // Докл. РАН. 2000. Т. 371, № 6. С. 844–846.
- Остроумов С.А. Концепция водной биоты как лабильного и уязвимого звена системы самоочищения воды // Докл. РАН. 2000. Т. 372, № 2. С. 279–282.
- Остроумов С.А. Некоторые подходы к системе критериев экологической опасности антропогенных воздействий на организмы и экосистемы // Сиб. экол. журн. 2003. № 2. С. 247–253.
- Охрана природы. Почвы. Сборник ГОСТов. М.: Изд-во стандартов, 2000.
- Павлинова Р.М. Обследование Балахнинской картонной фабрики в связи с развитием грибных обрастаний // Бумаж. пром-сть. 1933. № 10. С. 51–56.
- Паников Н.С., Звягинцев Д.С. Кинетический принцип оценки многообразия типов местообитания в почве // Докл АН СССР. 1983. Т. 268, № 52.
- Пантелеймонова Т.И. Фенетическое изучение внутривидовой дифференциации возбудителя серой гнили – *Botrytis cinerea* Pers.: Fr.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 24 с.
- Пантелеймонова Т.И., Дьяков Ю.Т. Сравнительное изучение возбудителя серой гнили земляники *Botrytis cinerea* Pers.: Fr. в Подмосковье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 93–103.
- Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 302 с.
- Переведенцева Л.Г. Некоторые аспекты мониторинга агарикоидных базидиомицетов в лесных ценозах Центрального Прикамья // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В.Г. Стороженко и др. М.; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. С. 156–181.
- Петров А.Н. Конспект флоры макромицетов Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 81 с.
- Петрова-Никитина А.Д., Мокеева В.Л., Желтикова Т.М. и др. Микобиота домашней пыли г. Москвы // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, № 3. С. 25–33.
- Пидопличко Н.М. Пеницилли. Киев: Наук. думка, 1972. 150 с.

- Пиковский Ю.И. Геохимические особенности техногенных потоков в районах нефтедобычи // Техногенные потоки вещества в ландшафтах и состояние экосистем. М.: Наука, 1981. С. 134–148.
- Поддубный А.В. Оценка возможности использования макромицетов как индикаторов загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1998. 25 с.
- Пожаров А.В., Папутская Н.И., Титаренко Ю.Н. и др. Метод биотестирования по хемотаксической реакции парамеций // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 99–102.
- Полянская Л.М. Прямой микроскопический подсчет спор и мицелия грибов в почве // Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. конф. Свердловск, 1988.
- Полянская Л.М. Микробная сукцессия в почве: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 96 с.
- Полянская Л.М., Кочкина Г.Н., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г. Кинетическое описание структуры комплексов почвенных актиномицетов // Микробиология. 1988. Т. 57, № 5. С. 854–859.
- Попова Л.В. Особенности развития микроскопических грибов в почвах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
- Попова Л.Е., Новожилова М.И. Дрожжи Каспийского моря // Материалы XV Науч. конф. по биол. основам рыб. хоз-ва республик Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976. С. 141–142.
- Портянкин Д.Е., Терехова В.А., Левитин М.М. Изучение популяционной изменчивости возбудителя фузариозного увядания льна в Белоруссии // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22, № 4. С. 362–369.
- Почва, город, экология / Под ред. Г.В. Добровольского. М.: Фонд «За экономическую грамотность», 1997. 320 с.
- Прокопович Е.В., Кайгородова С.Ю. Трансформация гумусового состояния почв под действием выбросов среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 1999. № 5. С. 375–378.
- Пыстина К.А. Низшие грибы в водоемах Ленинградской области и Карелии // Новости систематики низш. растений. 1983. Т. 20. С. 98–100.
- Пыстина К.А. Новые для СССР виды грибов порядка Saprolegniales Schroet. // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, № 6. С. 501–503.
- Пыстина К.А. Современные проблемы систематики оомицетов // Там же. 1988. Т. 22, № 5. С. 478–479.
- Пыстина К.А. Экологические особенности грибов рода *Pythium* Pringsh. // Там же. 1993. Т. 27, № 4. С. 52–57.
- Рамад Ф. Основы прикладной экологии. Л., 1981. 572 с.
- Рахлеева А.А., Краюшкина Ю.А., Терехова В.А. Оценка экологической токсичности нефтезагрязненных подзолов Западной Сибири методом биотестирования с использованием *Daphnia magna* (Crustacea) // Экобиотехнология: Борьба с нефтяным загрязнением окружающей среды: Тез. докл. конф. Пущино: ИБФМ РАН, 2001. С. 11.

- Рахлеева А.А., Седова Т.С.* Почвенные беспозвоночные (мезофауна) заболоченных ельников южной тайги (Центрально-Лесной заповедник, Тверская обл.) // *Энтомология*. 2003. № 11 (1). С. 93–100.
- Рейвн П., Эверт З., Айхорн С.* Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир, 1990. 185 с.
- Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. М.: Наука, 2002. С. 274–328.
- Роде А.А.* Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М.: Географгиз, 1947. 140 с.
- Росновский И.Н.* Устойчивость почв в экосистемах // Тез. докл. II съезда РОП. СПб., 1996. С. 105–106.
- Руссо Р.С.* Информационная система по токсичности стоков сложного состава // Проблемы водной токсикологии, биотестирования и управления качеством воды. Л., 1986. С. 151–163.
- Садыков О.Ф.* Современные проблемы и перспективы прикладной экологии // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 143–213.
- Садыков О.Ф.* Экологическое нормирование: проблемы и перспективы // *Экология*. 1989. № 3. С. 3–11.
- Садыков О.Ф.* Экотоксикология и проблемы нормирования антропогенной нагрузки на окружающую среду и природные комплексы // *Экотоксикология и охрана природы*. Рига, 1988. С. 153–155.
- Сапожников А.П.* Об экологической диагностике почв // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. о-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 2. С. 265.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 346 с.
- Селезнев В.А., Жариков В.В., Бамбуров И.С., Терехова В.А. и др.* Изменчивость и взаимосвязь главных компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. Междунар. конф. Тольятти, 1993. С. 40.
- Селиванов И.А.* Микотрофизм растений в лесной зоне // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь: Перм. пед. ин-т, 1977. С. 8.
- Семенова Т.А.* Микобиота водоемов Среднего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 1994. 160 с.
- Семенова Т.А., Терехова В.А.* Микромицеты Куйбышевского водохранилища. I. Оценка сезонной динамики численности методом глубинного посева // *Микология и фитопатология*, 1990. Т. 24, № 2. С. 121–124.
- Семенова Т.А., Терехова В.А.* Микромицеты Куйбышевского водохранилища. III. Сезонные и годовые изменения в структуре микобиоты // Там же. 1992. Т. 26, № 2. С. 112–117.
- Сидоренко Л.П.* Применение микромицетов для очистки сточных вод от токсичных металлов // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 170.

- Сидоренко Л.П., Кленус В.Г.* Способность грибов к извлечению стронция-90 и цезия-137 // I Всесоюз. радиобиол. съезд, Москва, 21–27 авг., 1989: Тез. докл. Пущино, 1989. Т. 4. С. 986.
- Сидорова И.И.* Макросистематика грибов: Методология и изменения последнего десятилетия // Новое в систематике и номенклатуре грибов / Под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева. М.: Нац. акад. микологии: Медицина для всех, 2003. С. 7–70.
- Сизова Т.П.* Географическая зональность в распространении пенициллов и эволюция в пределах этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 53, вып. 1. С. 71–75.
- Сизова Т.П., Бабьева Е.Н.* Экологические и морфологические особенности почвенных микромицетов из разных природных зон // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, № 3. С. 197–200.
- Сиренко Л.А.* Экспресс-методы изучения экологических модификаций фитоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз., Нальчик, 1–12 июня 1990 г. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 151–163.
- Скворцова И.Н., Якушкина Е.В.* Устойчивость к кадмию и накопление его почвенными грибами // Микроорганизмы как компоненты биогеоценоза. Алма-Ата, 1982. С. 69.
- Смагина М.В.* Активность целлюлозоразрушающих микроорганизмов торфяно-болотных почв // Лесоведение. 1984. Вып. 1. С. 52–58.
- Снакин В.В.* Экология и охрана природы: Словарь-справочник / Под ред. А.Л. Яншина. М.: Academia, 2000. 384 с.
- Снакин В.В., Мельченко В.Е., Бутовский Р.О.* и др. Оценка состояния и устойчивости экосистем. М., 1992.
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И.* Сезонные исследования дрожжевой флоры воды и рыб в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1990. № 85. С. 17–22.
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И., Воронин Л.В.* Численность и видовой состав грибов в озерах Дарвинского заповедника // Там же. 1987. № 76. С. 4–7.
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И., Нагорная С.С.* Дрожжевая флора рыб водохранилищ камского каскада // Там же. 1987. № 76. С. 7–11.
- Солнцева Н.П.* Общие закономерности трансформации почв в районах добычи нефти (формы проявления, основные процессы, модели) // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 23–41.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992. 221 с.
- Строганов Н.С.* Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука, 1971. С. 14–59.
- Строганов Н.С.* Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 3. Водная токсикология. М.: ВИНТИ, 1976. С. 5–47.

- Строганов Н.С. Принципы оценки нормального и патологического состояния водоемов при химическом загрязнении // Теоретические вопросы водной токсикологии. Л., 1981. С. 16–29.
- Строганов Н.С. Биологический аспект проблемы нормы и патологии в водной токсикологии // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. М., 1983. С. 5–21.
- Строганов Н.С., Филенко О.Ф. Оценка качества воды токсикологическими методами // Биоповреждения материалов и защита от них. М.: Наука, 1978. С. 5–10.
- Струнникова О.К., Шахназарова В.Ю., Вишневская Н.А. Роль почвенных условий в выживании и развитии фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum* // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. о-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 54.
- Супрун Л.М., Рыбакова И.Н., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Изучение популяций возбудителя фитофтороза картофеля с помощью биохимических маркеров // Докл. ВАСХНИЛ. 1986. № 1. С. 16–19.
- Терехова В.А. Электрофоретические маркеры в изучении изменчивости фитопатогенных грибов // Молекулярная генетика микроорганизмов. М.: Наука, 1988. С. 24–35.
- Терехова В.А. Биоиндикационное значение микроскопических грибов // Биоиндикация: теория, методы, приложения / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти, 1994. С. 25–38.
- Терехова В.А. Микобиота в мониторинге водных экосистем // Микология и фитопатология, 1995. Т. 29, № 1. С. 36–40.
- Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Генетическая нестабильность грибов // Там же. 1986. Т. 20, № 3. С. 233–240.
- Терехова В.А., Рочев М.В. Сравнительная характеристика мицелиальных изоферментов у изолятов *Bipolaris sorokiniana* Shoem разного происхождения // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1989. № 1. С. 68–73.
- Терехова В.А., Швед Л.Г., Семенова Т.А., Биланенко Е.Н. Микромицеты Куйбышевского водохранилища. II. Влияние промышленного источника загрязнения // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24, № 5. С. 407–413.
- Терехова В.А., Полянская Л.М., Семенова Т.А. Исследование водных грибов методом люминесцентной микроскопии // Микробиология. 1991. Т. 60, № 5. С. 290–294.
- Терехова В.А., Дарага А.В., Дьяков Ю.Т. Изучение приморских и краснодарских популяций возбудителя пирикулярриоза *Pyricularia oryzae* Cav. II. Электрофорез белковых систем // Биол. науки. 1991. № 6. С. 74–82.
- Терехова В.А., Швед Л.Г. Численность и биомасса микроскопических грибов в малых реках Среднего Поволжья // Биология внутр. вод: Инф. бюл. 1992. № 95. С. 21–25.
- Терехова В.А., Швед Л.Г. Изменчивость морфобиохимических признаков водных грибов под воздействием тяжелых металлов // Экология. 1994. № 6. С. 77–79.

- Терехова В.А., Семенова Т.А., Полянская Л.М. Микробиотический мониторинг состояния лесных дерново-подзолистых почв // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1994. № 4. С. 54–59.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Швед Л.Г. Биоиндикация качества воды с использованием гидромицетов // Биоиндикация: теория, методы, приложения / Ред. Г.С. Розенберг. Тольятти, 1994. С. 226–232.
- Терехова В.А., Козлов В.Г., Ангелова М.А. и др. К вопросу об организации безотходного экологически чистого производства грибов вешенки. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской обл. Вып. 1 // Некоторые итоги научных исследований: Практическая деятельность и современные природоохранные технологии / Ред. В.А. Павловский и др. Самара, 1996. С. 235–238.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Шитиков В.К. Микромицеты Куйбышевского водохранилища. IV. Взаимодействие с абиотическими и биотическими факторами // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, № 1. С. 44–48.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Трофимов С.Я. Структура комплексов микромицетов в подстилке заповедных ельников Тверской области // Там же. 1998. Т. 32, № 3. С. 18–24.
- Терехова В.А., Трофимов С.Я., Семенова Т.А., Дорофеева Е.И. Структурно-функциональные особенности микобиоты в связи с динамикой органического вещества в ненарушенных почвах южной тайги // Почвоведение. 1999а. № 4. С. 61–67.
- Терехова В.А., Головченко А.В., Смагина М.В. Влияние осушительной мелиорации на состояние микобиоты в почвах низинного и верхового типов заболачивания // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Материалы Междунар. конф. М.: Геос, 1999б. С. 142–144.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Головченко А.В., Трофимов С.Я. Влияние нефтяного загрязнения на деструкционную активность и состояние микобиоты олиготрофных торфяников Западной Сибири // Экобиотехнология: Борьба с нефтяным загрязнением окружающей среды: Тез. докл. конф. Пущино: ИБФМ РАН, 2001. С. 21.
- Терехова В.А., Семенова Т.А. Структура сообществ микромицетов и их синэкологические взаимодействия с базидиальными грибами в ходе разложения растительных остатков // Микробиология. 2005. Т. 74, № 1. С. 91–97.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86–98.
- Тихомиров Ф.А., Розанов Б.Г. Методологические вопросы охраны почвенного покрова от загрязнения // Экология. 1985. № 4. С. 3–11.
- Тропина О.В., Терехова В.А., Семенова Т.А. Изменчивость структуры микромицетных комплексов в связи с неоднородностью почвенного покрова // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, № 6. С. 74–80.

- Тюменцев И.В., Яковлев С.А., Терехова В.А. Оценка экологической токсичности пойменных почв Московской области в районах размещения отходов методами биотестирования // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф., Россия, Тольятти, 23–27 апр. 2001 г. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 206.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Умаров М.М., Азиева Е.Е. Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 109–115.
- Упитис В.В., Пакалне Дз.С. Медь в культурах микроорганизмов // Биологическая роль меди. М., 1970. С. 46–52.
- Федоров В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402–415.
- Федоров В.Д. Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. Сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1975. С. 207–217.
- Федоров В.Д. Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II Сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1976. С. 192–211.
- Феофилова Е.П. Биотехнология мицелиальных грибов: Достижения и перспективы развития // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 292.
- Филенко О.Ф. Водная токсикология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 156 с.
- Филенко О.Ф. Биотестирование – основной метод водной токсикологии // Биоиндикация и биотестирование природных вод: Тез. докл. Всесоюз. конф., Ростов-на-Дону, 30 сент.–4 окт. 1986 г. Ростов н/Д, 1986. С. 148–149.
- Филенко О.Ф. Некоторые универсальные закономерности действия химических агентов на водные организмы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.
- Филенко О.Ф., Исакова Е.Ф. Компенсаторные изменения в ответе дафний на летальные воздействия // Реакция гидробионтов на загрязнение. М.: Наука, 1983. С. 135–139.
- Филенко О.Ф., Лебедева Г.Д. Изолированные пресноводные экосистемы и их применение для индикации экологических нарушений // Биологическая индикация в антропоэкологии. М.: Наука, 1984. С. 132–134.
- Филенко О.Ф., Лебедева Г.Д., Путинцев А.И. и др. Чувствительность и устойчивость ввозных организмов к токсическим веществам // Экспериментальная водная токсикология. Рига: Зинатне, 1986. Вып. 11. С. 29–36.
- Филенко О.Ф. Область применения методов биотестирования // Методы биотестирования качества водной среды. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 119–122.

- Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989.
- Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 1990. 189 с.
- Халимов Э.М., Левин С.В., Гузев В.С. Экологические и микробиологические аспекты повреждающего действия нефти на свойства почвы // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1996. № 2. С. 59–64.
- Хоружая Т.А. Методы оценки экологической опасности. М.: Экспертное бюро. М., 1998. 224 с.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. М.: Наука, 1969. 323 с.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Черненко Т.В., Бочарников В.Н. Комплексная оценка и организация данных в системе биомониторинга лесных территорий // Лесоведение. 2003. № 1. С. 37–47.
- Чернов И.Ю. Микробное разнообразие: Новые возможности старого метода // Микробиология. 1997. Т. 66, № 1. С. 91–96.
- Чернов И.Ю. Синэкология и география почвенных дрожжей: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111, вып. 4. С. 499–507.
- Черных Н.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф. Экологическая безопасность и устойчивое развитие. Кн. 5. Экоотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. 148 с.
- Чугунова М.В. Влияние тяжелых металлов на почвенные микробоценозы и их функционирование: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1990. 17 с.
- Шандала М.Г., Кондрусев А.И., Беляев Е.Н. и др. Гигиеническое и экологическое нормирование: Методологические подходы и пути интеграции // Гигиена и санитария. 1992. № 4. С. 19–24.
- Шахназарова В.Ю., Струнникова О.К., Вишневская Н.А. Зависимость биоморфологической структуры микромицетов от гранулометрического состава почв // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апр. 2002 г. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 82–83.
- Шварц С.С. Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II Сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1976. С. 181–191.
- Шварц С.С. Проблемы экологии человека // Новые идеи в географии. М., 1979. С. 25–39.
- Шишинашвили Л.В., Флеров Б.А. Токсикологические аспекты экологических модификаций // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симпоз., Нальчик, 1–12 июня 1990 г. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 253–258.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 2003. 512 с.

- Шубин В.И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л., 1990. 197 с.
- Шубин В.И., Предтеченская О.О. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. I. Урожай и биомасса мицелия макромицетов // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30, № 5/6. С. 45–50.
- Эргашев З., Киргизбаева Х.М., Кузнецов Е.А. Грибы в экосистемах водоемов Узбекистана // Изучение грибов в биогеоценозах: Материалы III Всесоюз. конф., Ташкент, 23–26 апр. 1985 г. Ташкент: Фан, 1985. С. 130–131.
- Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Академия, 2004. 272 с.
- Юпина Г.А. Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. Свердловск, 1988. С. 158.
- Яблоков А.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы. М.: Наука, 1985. 176 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1989. 335 с.
- Яковлев А.С. Биологическая диагностика и мониторинг состояния почв // Почвоведение. 2000. № 1. С. 70–79.
- Яковлев А.С., Прохоров А.Н., Макаров О.А., Березин П.И. Проблемы экологического нормирования почв в современном законодательстве // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. о-ва почвоведов. Новосибирск: Наука-Центр, 2004. Кн. 1. С. 141–143.
- Ярмишко В.Т. Мониторинг биоразнообразия наземных экосистем в промышленных районах Крайнего Севера // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 242–249.
- Яценко Т.О. Нові та рідкі види водних ооміцетів із Криму // Укр. ботан. журн. 1992. Т. 49, № 1. С. 48–51.
- Abdel-Hafez A.I., El-Sharouny H.M. The occurrence of keratinophilic fungi in sewage sludge from Egypt // J. Basic Microbiol. 1990. Vol. 30, N 2. P. 73–79.
- Abdel-Raheem A. Study the effect of different techniques on diversity of freshwater Hyphomycetes in the River Nile (Upper Egypt) // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug. 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 139.
- Abdel-Wahab M.A., El-Sharouny H.M. Do marine fungi in Egypt form a distinct group? // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 139.
- Agerer R. Characterization of ectomycorrhiza // Meth. in Microbiol. 1991. Vol. 23. P. 25–73.
- Agerer R., Grote R., Raidl S. The new method 'micromapping' means to study species-specific association and exclusions of ectomycorrhizae // Mycol. Progr. 2002. N 1 (2). P. 121–232.
- Agrawal G.P., Hasija S.K., Agrawal P., Pandey A.K. Fungi associated with submerged decaying leaves and twigs from Jabalpur // Proc. Nat. Acad. Sci. India. 1991. Vol. 61, N 1. P. 121–125.

- Adaskaveg J.E., Stanghellini M.E., Gilbertson R.L.* Comparative protein studies of several *Pythium* species using isoelectric focusing // *Mycologia*. 1988. Vol. 80, N 5. P. 665–672.
- Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi* / Ed. D.L. Hawksworth et al. 8th ed. CABI Bios, 1995. 540 p.
- Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi* / Ed. P.M. Kirk et al. 9th ed. CABI Bios, 2001. 655 p.
- Alberts V.A., Khan S.S., Lim D.V., Te Strake D.* Extracellular enzyme activity of some Saprolegniales from a Florida estuary // *Mycologia*. 1989. Vol. 81, N 3. P. 460–463.
- Alexander M.* Microbial communities and interactions: A prelude // *Manual of environmental microbiology*. Wash. (D.C.), 1997. P. 5–13.
- Anderson T.-H., Domsch K.H.* The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effect of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils // *Soil Biol. and Biochem.* 1993. Vol. 25, N 3. P. 393–395.
- Arnebrandt K., Baath E., Nordgren A.* Copper tolerance of microfungi isolated from polluted and unpolluted forest soil // *Mycologia*. 1987. Vol. 79, N 6. P. 890–895.
- Arnebrandt K., Baath E., Soderstrom B.* Changes in microfungi community structure after fertilization of Scots pine forest soil with ammonium nitrate or urea // *Soil Biol. and Biochem.* 1990. Vol. 22, N 3. P. 309–312.
- Arx J.D. von.* The genera of fungi sporulating in pure culture. 3rd ed. Vaduz: Kremer, 1981. 424 p.
- Atlas R.M., Horowitz A., Krichevskiy M., Bej A.K.* Response of microbial population to environmental disturbance // *Microbiol. Ecol.* 1991. Vol. 22, N 3. P. 249–256.
- Atlas R.M., Colwell R.R., Pramer D. et al.* Microbiol Ecology // *Amer. Soc. Microbiol. News*. 1992. Vol. 58. P. 4–5.
- Atlas R., Bartha R.* Hydrocarbon biodegradation and oil spill bioremediation // *Adv. Microbiol. Ecol.* 1992. Vol. 12. P. 287–338.
- Azab M.S., Peterson P.J., Young T.W.K.* Uptake of cadmium by fungal biomass // *Microbios*. 1990. Vol. 62, N 250. P. 32–28.
- Baath E.* Microfungi in clear-cut pine forest soil in Central Sweden // *Canad. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 1331–1337.
- Baath E.* Effects of heavy metals in oil on microbial processes and population // *Water, Air and Soil Pollut.* 1989. N 47. P. 335–379.
- Bab'eva I.P., Chernov I.Yu.* Geographical aspects of yeast ecology // *Physiol. Gen. Biol. Rev.* 1995. Vol. 9, pt 3. P. 1–54.
- Barlocher F.* Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic Hyphomycetes // *Oecologia*. 1980. Vol. 47. P. 303–306.
- Barlocher F.* Fungi on the food and in the faeces of *Gammarus pulex* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1981. Vol. 76, N 1. P. 160–165.
- Barlocher F.* The role of fungi in nutrition of stream invertebrates // *Bot. J. Linn. Soc.* 1985. Vol. 91. P. 83–94.
- Barlocher F.* Factors that delay colonization of fresh alder leaves by aquatic Hyphomycetes // *Arch. Hydrobiol.* 1990. Vol. 119, N 3. P. 249–255.

- Barlocher F.* Fungal colonization of fresh and dried leaves in the River Teign (Devon, England) // *Nova Hedwigia*. 1991. Vol. 52, N 3/4. P. 349–357.
- Barlocher F., Kendrick B.* Dynamics of the fungal population on leaves in a stream // *J. Ecol.* 1974. Vol. 62, N 3. P. 761–779.
- Bartnicki-Garcia S.* Cell wall composition and other biochemical markers in fungal phylogeny // *Phytochemical phylogeny*. L.: Acad. press, 1970. Vol. 3. P. 81–103.
- Bills J.F.* Analyses of microfungal diversity from a user's perspective // *Canad. J. Bot.* 1995. Vol. 73. P. 533–541.
- Bills J.F., Polishook J.D.* Abundance and diversity of microfungi in leave litter of a lowland rain forest in Costa Rica // *Mycologia*. 1992. Vol. 86. P. 187–198.
- Bisko N.A., Babitskaya V.G., Scherba V.V. et al.* Polysaccharides of submerged mycelium of *Lentinus edodes* (berk.) Sing. // *The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts*. Oslo, 2002. P. 107.
- Boonyeun N., Sivichai S., Hywel-Jones N.L.* The diversity of Ingoldian fungi in Thailand // *Ibid.* 2002. P. 146.
- Bridge P.* Editorial comment // *Mycologist*. 2002. Vol. 16, pt 2. P. 41.
- Brotherson J.D., Brotherson W.T.* Grazing impacts on the sagebrush communities of Central Utha // *Great Basin Natur.* 1981. Vol. 41, N 3. P. 335–340.
- Buchalo A.S., Wasser S.P., Linovska V.M.* Cultural and microscopic studies of *Scizophyllum commune* and *Grifole frondosa* (higher basidiomycetes) strains isolated in Ukraine // *The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts*. Oslo, 2002. P. 193.
- Burford E.P., Hillier S., Gadd G.M.* Rock and mould: Transformation of carbonate minerals by fungi // *Ibid.* 2002. P. 328.
- Cairns J.Jr., Pratt J. (ed.)* Functional testing of aquatic biota for estimating hazards of chemicals. Philadelphia, 1989. 242 p.
- Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev.* 1998. Vol. 73, N 3. P. 203–266.
- Chandler D.P., Brockman F.J., Frederickson J.K.* Use of 16 rDNA clone libraries to study changes in a microbial community resulting from ex situ perturbation of the sub surface sediment // *FEMS Microbiol. Rev.* 1997. Vol. 20, N 137. P. 217–230.
- Christensen M.A.* View of fungal ecology // *Mycologia*. 1989. Vol. 81, N 1. P. 1–19.
- Cuero R., Duffus E., Williams M. et al.* Effects of zink and associated mycoflora on fungal growth and toxin production: *Fusarium moniliforme*, *F. gramineum*, *Aspergillus flavus* // *Mycotoxin and phytotoxins – developments in chemistry, toxicology and food safety* / Ed. M. Miraglia et al. 1998. P. 311–319.
- Cuero R., Oellet J.Yu., Monongwa N.* Metal ion enhancement of fungal growth, gene expression and aflatoxin synthesis in *Aspergillus flavus*: RT-PCR characterization // *J. Appl. Microbiol.* 2003. Vol. 94. P. 953–961.
- Czeczuga B., Proba D.* Studies of aquatic fungi. VII. Mycoflora of the upper part of the River Narew and its tributaries in the differentiated environmental // *Nova Hedwigia*. 1987. Vol. 44, N 1/2. P. 151–161.

- Danilov V.S., Ismailov A.D. et al.* Bacterial luciferase as a biosensor of biologically active compounds // In: Applied Biosensors Wise. D.L. (Ed.) Butterworth Stoneham, 1989. p. 39.
- Das Gupta S.N.* Discourse on aquatic phycomycetes of India // Indian Phytopathol. 1982. Vol. 35, N 2. P. 193–216.
- Davis B.J.* Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 404–427.
- Dawn G.* Fungal family trees – finding relationship from molecular data // Mycologist. 2002. Vol. 16, pt 2. P. 51–58.
- Doelman P., Haanstra L.* Effect of lead on soil respiration and dehydrogenase activity // Soil Biol. and Biochem. 1979. Vol. 11, N 5. P. 475–479.
- Dolbneva E., Kudrjashov S., Semenova T., Rakhleeva A., Terekhova V.* Eco-toxicological assessment of soils and structure of soil mycobiota in a sanitary protective zone of the Kosogorsky metallurgy plant (Tula district) // Soil biogeography: Abstr. Intern. Conf., Syctyvk, Komi Republic, 16–20 September, 2002. Syctyvk, 2002. P. 188.
- Domsh K.H., Gams W., Anderson T.-H.* Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, 1993. Vol. I. 859 p.
- Dick M.W.* Fungi, flagella and phylogeny // Mycol. Res. 1997. Vol. 101, N 4. P. 385–394.
- Dighton J.* Analysis of Hyphomycetes communities in soil: A critique of methods // Mycol. Res. 1994. Vol. 98, N 7. P. 796–798.
- Dix N.J.* Effect of soil fungistasis on spore germination and germ-tube growth in *Penicillium* species // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58, pt 1. P. 59–66.
- Duncan J., Cooke D.* Identifying, diagnosing and detecting *Phytophthora infestans* by molecular methods // Mycologist. 2002. Vol. 16, pt 2. P. 59–66.
- D'yakov Yu.T., Gorlenko M.V.* Population biology of Phytopathogenic fungi // Sov. Sci. Rev. F. Physiol., Gen. Biol. 1989. Vol. 4. P. 1–35.
- Eberhardt U.* Molecular kinship analyses of the agaricoid Russulaceae: correspondence with mycorrhizal anatomy and sporocarp features in the genus *Russula* // Mycol. Progr. 2002. N 1 (2). P. 201–223.
- El-Hissy F.T., Khallil A.M.A.* Studies on aquatic fungi in delta region (Egypt) // Zbl. Microbiol., 1989. Vol. 144, N 6. P. 421–432.
- El-Hissy F.T., Moharram A.M., El-Zayat S.A.* Studies on the mycoflora of Aswan high dam lake, Egypt: Monthly variations // J. Basic Microbiol. 1990. Vol. 30, N 2. P. 81–94.
- Ellis M.B.* Dematiaceous hyphomycetes. Kew, 1971. 608 p.
- El-Naddy M.A., Abdel-Hafez S.I.I.* Occurrence of zoosporic and terrestrial fungi in some ponds of Kharga Oases, Egypt // J. Basic Microbiol. 1990. Vol. 30, N 4. P. 233–240.
- El-Sharouny H., Bagy M., El-Shanawany A.* Toxicity of heavy metals to Egyptian soil fungi // Intern. Biodeterioration. 1988. Vol. 24. P. 49–64.
- Esho R.T., Benson-Evans K.* Studies on Hyphom fungus complex in the River Ely, South Wales, U.K. // Nova Hedwigia Kryptogamenk Ztschr. 1983. Vol. 37, N 2/3. P. 519–534.

- Gay L., Bulone V., Girard V. et al. Chitin pleomorphism in the cellulose cell wall fungus // FEMS Microbiol. Lett. 1992. Vol. 100, N 1/3. P. 1–3.
- Gadd G.M. Fungal response towards heavy metals // Microbes in extreme environments / Ed. G.M. Gadd, R.A. Herbert. L.: Acad. press, 1985. P. 83–110.
- Gadd G.M., White C. Heavy metal and radionuclide accumulation and toxicity in fungi and yeasts // Metal-microbe interaction: Symp. Cell Biol. Group Soc. Gen. Microbiol., Oxford, April, 1989. Oxford, 1989. P. 19–38.
- Gadd G.M., Burford E.P., Fomina M. et al. Fungal influences on metal mobility: Mechanisms and relevance to environment and biotechnology // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 104.
- Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // Ibid. 2002. P. 34.
- Gareth E.B.J. Recent advances in aquatic mycology. L., 1976.
- Garrett S.D. Soil fungi and soil fertility. Oxford, 1963. 165 p.
- Gobl A., Mutsch F. Schwermetallbelastung von Waldern in der Umgebung eines Huttewerkes in Brixlegg, Tirol. I. Untersuchung der Mykorrhiza and Humusaufgabe // Zbl. Gesamte Forstwiss. 1985. Bd. 102, N 1. S. 28–40.
- Gochenaur S.E. Response of soil fungal communities to disturbance // The fungal community: Its organization and role in the ecosystem / Ed. D.T. Wicklow, G.C. Carroll. N.Y.: Marcel Dekker, 1981. P. 459–479.
- Gönczöl J. Ecological observations on aquatic Hyphomycetes of Hungary. I // Acta bot. hung. 1975. Vol. 27, N 3/4. P. 243–264.
- Gönczöl J. Ecological observations on aquatic Hyphomycetes of Hungary. III // Ibid. 1987. Vol. 33, N 1/2. P. 41–49.
- Gönczöl J. Longitudinal distribution patterns of aquatic Hyphomycetes in a mountain stream in Hungary: Experiments with leaf packs // Nova Hedwigia. 1989. Vol. 48, N 3/4. P. 391–404.
- Griffith G.W., Ozkose E., Davis D.R., Theodorou M.K. Molecular ecology of anaerobic fungi: (Anaerobic fungi-do we know them all?) // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 123.
- El-Sharouny H., Bagy M., El-Shanawany A. Toxicity of heavy metals to Egyptian soil fungi // Intern. Biodeterioration. 1988. Vol. 24. P. 49–64.
- Frankland J.C., Dighton J., Boddy L. Methods for studying fungi in soil and forest litter // Meth. Microbiol. 1995. Vol. 22. P. 343–404.
- Frankland J.C. Fungal succession – unraveling the unpredictable // Mycol. Res. 1998. Vol. 102, N 1. P. 1–15.
- Fletcher J. Effects of external Ca^{2+} concentration and of the ionofore A23187 on development of oogonia, oospores and gemmae in *Saprolegnia diclina* // Ann. Bot., 1988. Vol. 62. P. 445–448.
- Hang A., Pritish K., Schlöter M. Structural diversity of fungal populations in soil under the influence of different farming management systems // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 292–293.
- Hayes J., Rheinberg P. Microfungal populations of the Abisko area, North Sweden // Fennoscandian tundra ecosystem: Plant and microorganisms. Stockholm, 1975. P. 87–89.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., Pegler D.N. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 8th ed. Wallingford: CAB Intern., 1995. 540 p.

- Hoog G.S. de. The genera *Blastobotrys*, *Sporothrix*, *Calcarisporium* and *Calcariispora* gen. nov. // Stud. Mycol., 1974a. N 7. P. 84.
- Hoog G.S. de. The genera *Beauveria*, *Isaria*, *Tritirachium* and *Acrodontium* // Ibid. 1974b. N 1. P. 41.
- Hoog G.S. de. Risk assessment of fungi reported from Human and animals // Mycoses. 1996. Vol. 9, N 11/12. P. 407–417.
- John R. Studies in the Indian aquatic fungi. II. On the occurrence of two species of *Ancylistes* in *Closterium* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1955. Vol. 41. P. 86–95.
- John R. Studies in the Indian aquatic fungi. III. Sexual reproduction in *Gonapodya polymorpha* Thaxter // Ibid. 1959. Vol 50. P. 253–259.
- Jones R.C., Stafford J.A., Waterhouse K.S., Jonston F.E. Polynuclear aromatic hydrocarbons in U.K. soils: Long-term temporal trends and current levels // Trace Subst. environ. health' 21: Proc. Univ. Me 21st Annu. Conf., St. Louis, Me, May 25–28, 1987. P. 40–148.
- Justiniano J., Betancourt C. Factores físicos y químicos del río Maricao y su efecto sobre los hongos ingoldianos // Intern. J. Mycol. and Lichenol. 1989. Vol. 4, N 1/2. P. 307–315.
- Ingold C.T. Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1942. Vol. 25, pt 3/4. P. 104–115.
- Ingold C.T. Aquatic hyphomycetes from Switzerland // Ibid. 1949. Vol. 32, pt 3/4. P. 341–345.
- Ingold C.T. Aquatic hyphomycetes from Canada // Canad. J. Bot. 1960. Vol. 38, N 5. P. 803–809.
- Ingold C.T. Aquatic hyphomycetes spores from West Scotland // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1973. Vol. 61, pt 2. P. 251–255.
- Ingold C.T. Conidia in the foam of two English streams // Ibid. 1975. Vol. 65, pt 3. P. 522–527.
- Insam H., Hutchinson T.C., Reber H.H. Effects of heavy metal stress on the metabolic quotient of soil microflora // Soil Biol. and Biochem. 1996. Vol. 28, N 4/5. P. 177–188.
- Kaabata-Pendias A., Pendias H. Szkodliwosc nadmiernej stezenia metalicznych w srodowisku biologicznym // Zesz. probl. postpow nauk roln. 1973. C. 145. S. 63–68.
- Kazeev K., Kolesnikov S. Application of biological methods at diagnostics antropogeneous soil // Summaries of XIV Latinamerican Congr. of Soil Sci. Chile, 1999. P. 205.
- Kenkel N.C., Booth T. Multivariate analysis in fungal ecology // The fungal community. 2nd ed. / Ed. G.C. Carroll, D.T. Wicklow. N.Y.; Basel: Marcel Dekker, 1992. P. 209–227.
- Kennedy A.C., Gewin V.L. Soil microbial diversity: Present and future considerations // Soil. Sci. 1997. Vol. 162, N 9. P. 607–617.
- Kjoller A., Struwe S. Microfungi in ecosystems: Fungal occurrence and activity in litter and soil // Oikos. 1982. Vol. 39. P. 389–422.
- Killham K., Wainwright M. Chemical and microbiological change in soil following exposure to heavy atmospheric pollution // Environ. Pollut. 1984. Vol. 33. P. 121–131.

- Kiziewicz B.* Affect of hydrochemistry on water moulds in different sorings of North-East Poland // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 46.
- Kiziewicz B.* Occurrence of pathogenic fungi in surface waters of Podlasie, Poland // Ibid. 2002. P. 47.
- Kolesnikov S.I., Kazeev K.Sh.* Use of parameters of biological activity with monitoring and diagnostics of soil polluted with heavy metals // First Intern. conf. on soils of urban, industrial, traffic and mining areas: Proceedings. Essen, 2000. Vol. 1: The unknown urban soil detection resources and faces. C. 195–197.
- Kreisel H.* Grundzuge eines naturlichen System der Pilze. Jena: Fisher, 1969. 245 S.
- Kudriashov S., Yakovlev A., Terekhova V.* Ecological standardization of soil conditions in environs of ore mining and processing enterprise Kostomukshsky // Intern. Congr.: Eurosoil-2004, Germany, München, September 4–9, 2004. München, 2004.
- Kuenh K.A., Koehn R.D.* A mycofloral survey of an artesian community within the Edwards Aquifer of Central Texas // Mycologia. 1988. Vol. 80, N 5. P. 646–652.
- Lawton J.H.* Community ecology in a changing world: Excellence in Ecology / Ed. O. Kinne // Ecology Inst. Nordbunde. 2000. N 11. P. 1–227.
- Lebedeva Y.V.* Effects of aerial emission on soil microfungi in the Kola Peninsula // Aerial pollution in Kola Peninsula: Proceedings of the International Workshop, April 14–16, 1992. St. Petersburg; Apatite, 1993. P. 272–278.
- Lepsova A., Mejstrik V.* Accumulation of trace elements in the fruiting bodies of macrofungi in the Krusne Hory Mountains, Czechoslovakia // Sci. Total Environ. 1988. Vol. 76, N 2/3. P. 117–118.
- Lead, cadmium and mercury contents of fungi in the Helsinki area abd in unpol-
luted control areas // Ztschr. Lebensmitteunersuch. und Forsch., 1981. Bd. 173.
- Lockwood I.L.* Exploration and competition // The fungal community – its organization and role in ecosystem / Ed. by D.T. Wicklow, G.C. Carrol. N.Y.; Basel: Marcel Dekker, 1992. P. 243–263.
- Lodenius M., Herranen H.* Influence of chlor-alkali plant on the mercury contents of fungi // Chemosphere. 1981. Vol. 10, N 3. P. 313–318.
- Marfenina O.E.* Do we have the increasing of mycological risk in the contaminated environment conditions? // Zalbl. Bakterirol., 1996. Vol. 285. P. 5–10.
- McGill W.B.* Soil restoration following oil spills: A review // J. Canad. Petrol. Technol. 1977. Vol. 16, N 2. P. 60–67.
- McGill W.B., Rowell M.J.* Determination of soil content of oil contaminated soil // Sci. Total Environ. 1980. Vol. 14, N 3. P. 245–253.
- Miller J.D.* Fungi as contaminants in indoor air // Atmos. Environ. A. 1992. Vol. 26, iss. 12. P. 2163–2172.
- McVeigh N., Munro J., Embley T.M.* Molecular evidence for the presence of novel actinomycete lineages in a temperate forest soil // J. Industr. Microbiol. 1996. Vol. 17. P. 197–204.

- Moharram A.M., El-Hissi F.T., El-Zayat S.A.* Studies on the mycoflora of Aswan high dam lake, Egypt: vertical fluctuations // *J. Basic Microbiol.* 1990. Vol. 30, N 3. P. 197–208.
- Neegaard P.* Danish species of *Alternaria* and *Stemphyllium*. L.: Oxford Univ. press, 1945. 560 p.
- Nei M.* Genetic distance between populations // *Amer. Natur.* 1972. Vol. 106. P. 238–291.
- Nordgren A.E., Baath E., Soderstrom J.* Microfungi and microbial activity along a heavy metal gradient // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 405. P. 1829–1937.
- Nordgren A.E., Baath E., Soderstrom J.* Soil microfungi in area polluted by heavy metals // *Canad. J. Bot.* 1985. N 3. P. 109–118.
- Odu C.T.I.* Oil degradation and microbial change in soils deliberately contaminated with petroleum hydrocarbons // *Inst. Petrol. Techn. Pap.* 1977. N 5. P. 1–11.
- Odu C.T.I.* The effect of nutrient application and aeration on oil degradation in soil // *Ibid.* 1978. Vol. 15, N 3. P. 239.
- Parmasto E.* Fungi as indicator organisms for endangered forest ecosystems // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 123.
- Pitt J.I.* The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. L.: Acad. press, 1979. 634 p.
- Quinn J.P.* Seasonal occurrence of yeasts and other fungi in a Freshwater lake // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1984. Vol. 83, N 1. P. 53–58.
- Raper K.B., Thom C.A.* Manual of the *Penicillia*. New Delhi: Today and Tomorrow's Printers and Publishers, 1984. 875 p.
- Ratledge G.* Degradation of aliphatic hydrocarbons // *Developments in biodegradation of hydrocarbons-1*. L.: Appl. Sci. publ., 1978. P. 1–46.
- Reeslev M., Kjoller A.* The influence of varying ammonium concentrations on the colony radial growth rate of some filamentous fungi // 7th Intern. Congr. of Bacteriol. and Appl. Microbiol. Division, Mycology Division. Prague, 1996. P. 517.
- Reváy A., Gönczöl J.* Longitudinal distribution and colonization patterns of wood inhabiting fungi in a mountain stream in Hungary // *Nova Hedwigia*. 1990. Vol. 51, N 3/4. P. 505–520.
- Richardson B., Baverstock P.R., Adams M.* Allozyme electrophoresis. Acad. press, 1986. 410 p.
- Rifai M.A.* A revision of the genus *Trichoderma* // *Mycol. Pap.*, 1969. Vol. 116. P. 1–56.
- Rondon M.R., Goodman R.M., Handelsman J.* The Earth's bounty: Assessing and accessing soil microbial diversity // *Trends Biotechnol.*, 1999. Vol. 17. P. 403–409.
- Rudawska M., Leski T., Malgorzata S.* Above and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi of Scots pine as influenced by long-term industrial pollution // The XIV Congr. of Europ. Mycologists, Katsiveli, Yalta, Crimea, Ukraine, 22–27 Sept., 2003: Abstracts. Yalta, 2003. P. 53.
- Ruhling A.* The occurrence of higher fungi in the area polluted with copper and zinc. Solna, 1978. 32 p. (Statens naturvardverk rep.; CNV PM 1028).

- Ruhling A., Tyler G. Recent changes in the deposition of heavy metals in Northern Europe // Water, Air and Soil Pollut. 1984. Vol. 22. P. 173–180.
- Samsom R.A. *Paecilomyces* and some allied Hyphomycetes // Stud. Mycol., 1974. N 6. P. 1–119.
- Samy H.K.M. Chytrids in Egypt. I. Saprophytic species of the Cladochytriaceae from water stream // Cryptogam. Mycol. 1991. Vol. 12, N 3. P. 211–225.
- Samy H.K.M., Shoulkamy M.A. Chytridiaceous fungi from water streams in Upper Egypt // Zbl. Microbiol. 1991. Vol. 146, N 7/8. P. 509–523.
- Sando N., Miyata K, Miyakawa I. Effect of environmental factors on concentration of water mold zoospores in river water // 5th Symp. Microb. Ecol. (ISME'5), Kyoto, Aug. 27–Sept. 1, 1989: Abstracts. S.l., 1990. P. 128.
- Schoelein-Crusius I.H., Milanez A.I. I(a)o Fugica em folhas de *Ficus microcarpa* If. Microbial no lago frontal situado no Parque Estadual das Fontes do Iriranga, Adauto Ivo // Rev. Microbiol., 1989. Vol. 20. N 1. P. 95–101.
- Schneider J. Vorkommen und Funktion von Pilzen in der Ostsee // Ber. Inst. Meeresh. Christian-Albrechts-Univ. Kiel. 1989. N 188. S. 16–27.
- Shearer C.A., Descals E., Fell J.W. et al. Global diversity and distribution of fungi in aquatic habitats // The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts. Oslo, 2002. P. 34.
- Sladeckova A. Aquatic deuteromycetes as indicators of starch campaign pollution // Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol. 1963. Vol. 48, N 1. P. 35–42.
- Sorokin N.W. Einige neue Wasserpilze (*Zygochytrium aurantiacum*, *Tetrachytrium triceps*) // Bot. Zg. 1874. Bd. 32, N 6. S. 305–315.
- Solomko E.F., Buchalo A.S., Lombergh M.L. Submerged culture of medical mushrooms // The XIV Congr. of Europ. Mycologists, Katsiveli, Yalta, Crimea, Ukraine, 22–27 Sept., 2003: Abstracts. Yalta, 2003. P. 106.
- Sparrow F.K. A classification of aquatic phycomycetes // Mycologia. 1942. Vol. 34. P. 113–116.
- Sparrow F.K. Aquatic phycomycetes. New York, 1960. 1180 p.
- Sridhar K.R., Kaveriappa K.M. Occurrence and survival of aquatic hyphomycetes in brackish and sea water // Arch. Hydrobiol. 1988. Vol. 113, N 1. P. 153–160.
- Stroganov N.S., Filenko O.F., Gusev M.V. Principles of ecotoxicological testing in experimental aquatic ecosystems // Toxic substances in the aquatic environment: An international aspect. Bethesda, 1985. P. 29–37.
- Sutton B.C. The coelomycetes. Kew: CAB IMI, 1980. 696 p.
- Tan T.K., Lim G. Effects of water pollution on fungi of submerged organic debris // Mycopathology. 1983. Vol. 82, N 2. P. 121–124.
- Tan T.K., Yeoh H.H., Tan M.L., Koh S.K. Cellulase production by filamentous fungi // 5th Intern. Symp. Microbiol. Ecol. (ISME'5), Kyoto, Aug. 27 – Sept. 1, 1989: Abstracts. S.l., 1990. P. 132.
- Tankley S.D., Orton T.J. (ed). Isozymes in plant genetics and breeding. Pt A. Amsterdam: Elsevier, 1983. 516 p.
- Terekhova V. Isozymic spectra in the diagnostics of the *Phoma* species // The 7th Intern. Congr. of Bacteriol. and Appl. Microbiol. Division. Mycology Division. Prague, 1996. P. 437.
- Terekhova V. Arrangement of informative fungal parameters for the ecological standardization ecosystems technogenic pollution // The XIV Congr. of

- Europ. Mycologists. Katsiveli, Yalta, Crimea, Ukraine, 22–27 September, 2003: Abstracts. Yalta, 2003. P. 59–60.
- Terekhova V., Semenova T.* Relationships between the aquatic micromycetes and environmental variables // The 8th Intern. Congr. of Mycology, Jerusalem, Israel, August, 1996. Jerusalem, 1996. P. 70.
- Terekhova V., Semenova T.* Biodiversity and destruction activities of soil micromycetes in natural and disturbed forest ecosystems // Role of soil in functioning of ecosystems: Intern. Sci. Conf., 7–10 Sept., 1999, Lublin, Poland. Lublin, 1999. P. 476–477.
- Terekhova V.A., Trofimov S.Ya.* Fungal communities reflect ecological conditions of boggy soils // The 9th Intern. Congr. of Mycology, Israel, 1999. Jerusalem, 1999.
- Terekhova V.A., Trofimov S.Ya., Semenova T.A., Dorofeeva E.I.* Structural and functional peculiarities of mycobiota related to organic matter dynamics in undisturbed soils of the southern taiga // Eurasian Soil Sci. 1999. Vol. 32, N 4. P. 418–424.
- Tilman D.* Biodiversity: population versus ecosystem stability // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 350–363.
- Todd N., Rayner D.M.* Fungal individualism // Sci. Progress. 1980. N 66. P. 331–354.
- Torsvik V., Goksoyr J., Daae E.L.* High diversity in DNA of soil bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1990. Vol. 56. P. 782–787.
- Torsvik V., Sorheim R., Goksoyr J.* Total bacterial diversity in soil and sediment communities: A review // J. Industr. Microbiol. 1996. Vol. 17. P. 170–178.
- Trofimov S., Dorofeeva E., Terekhova V.* Biotic control of organic matter decomposition in south taiga soils // 16th World Congress of Soil Science. France, 1998. Vol. 1. P. 382.
- Turnau R.* The influence of industrial dust on mycelian length and biomass of fungi in soil, humus and litter layer // Zesz. Nauk. AR Krakow. Les. 1988. N 18. P. 124–129.
- Tyler G.* Macrofungal flora of Swedish beech forest related to soil organic matter and activity characteristics // Forest Ecol. and Manag. 1985. Vol. 10. P. 13–29.
- Tyler G.* Macrofungi of Swedish beech forest / Dep. of Plant Ecol. Univ. of Lund. Lund, 1991. 119 p.
- Valkov V., Kazeev K., Kolesnikov S.* The system approach to study soil biology of North-West Caucasus // Summaries of XIV Latinamerican Congress of Soil Science. Chile, 1999. P. 206.
- Van der Meer J.R., De Vos W.M., Harayama S., Lehnder A.J.B.* Molecular mechanisms of genetic adaptation to xenobiotics compounds // Microbiol. Rev. 1992. Vol. 56. P. 677–704.
- Vaskovsky V.E., Khotimchenko S.V., Benson A.A.* Identification of diacylglycerol-4'-O-(N,N,N-trimethyl) homoserine in mushrooms // Lipids. 1991. Vol. 26. P. 254–256.
- Vesper S.I., Weidensaul T.S.* Effect of cadmium, nickel, copper and zinc on nitrogen fixation by soybeans // Water, Air, Soil Pollut. 1978. Vol. 9. P. 413–422.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	5
Глава 1. Грибы как объекты экологических исследований	10
1.1. Роль грибов в функционировании природных экосистем	10
1.2. Современные направления экологических исследований грибов.....	13
1.3. Экспериментальное изучение микромицетов: объекты и методы	20
Глава 2. Анализ биоиндикационного значения признаков микобиоты водных и наземных экосистем. Уровень сообществ	29
2.1. Особенности структуры грибных сообществ в водных экосистемах (водохранилища, реки, озера)	33
2.1.1. Пространственно-временная динамика микобиоты (облигатноводные виды и терригенные виды).....	33
2.1.2. Оценка взаимосвязи развития грибов с некоторыми гидробиологическими факторами	61
2.1.3. Состав грибов на рыбах и в воде	66
2.1.4. Особенности распределения грибов в донных отложениях разных типов	68
2.2. Реакция водной микобиоты на загрязнение: техногенная трансформация сообществ	71
2.2.1. Биоиндикация загрязнений по реакции оомицетов....	71
2.2.2. Биоиндикация загрязнений по реакции терригенных микромицетов.....	73
2.2.3. Виды-биоиндикаторы	80
2.3. Изучение структурно-функциональной организации сообществ микромицетов в почвах	81
2.3.1. Профильное распределение и сезонная динамика микромицетов в ненарушенных почвах южнотаежных биогеоценозов	85
2.3.2. Особенности микобиоты торфяников разной трофности (верховых и низинных)	93
2.3.3. Микобиота верховых торфяников разных природно-климатических зон	94
2.3.4. Сравнение микобиоты пойменных почв и донных отложений	97

2.4. Реакция почвенных микромицетов на некоторые виды воздействий.....	100
2.4.1. Влияние транспортной нагрузки на вариабельность синэкологических показателей микобиоты	105
2.4.2. Реакция сообществ грибов на смешанное загрязнение (отходы транспорта и химических производств)	109
2.4.3. Реакция микромицетов на загрязнение почвы отходами фосфогипса.....	112
2.4.4. Реакция микобиоты на нефтяное загрязнение	113
Глава 3. Оценка биоиндикационного значения популяционных признаков грибов. Уровень популяций	126
3.1. Морфолого-культуральные признаки в дифференциации популяций.....	128
3.2. Молекулярные признаки в дифференциации популяций...	128
3.3. Биоиндикационное значение популяционных признаков фитопатогенных грибов.....	130
3.3.1. Качественные различия в спектрах изоферментов.....	134
3.3.2. Количественные изменения спектров изоферментов	135
Глава 4. Биотестирование качества природных сред по реакции чистых культур грибов. Организменный уровень.....	141
4.1. Прорастание спор и развитие проростков.....	150
4.2. Развитие биомассы.....	159
4.3. Морфология и скорость роста грибных колоний.....	164
4.4. Скорость минерализации органического вещества	166
4.5. Изоферментные спектры	167
Заключение	170
Литература	173

CONTENTS

From the author	5
Chapter 1. Fungi as objects of ecological investigations.....	10
1.1. Role of fungi in the function of natural ecosystems	10
1.2. Modern trends in ecological investigation of fungi	13
1.3. Experimental investigation of micromycetes: objects and methods.....	20
Chapter 2. Analysis of bioindicator's importance of mycobiota features in aquatic and terrestrial ecosystems. Level of communities .	29
2.1. Peculiarities of fungal community structure in aquatic ecosystems (water reservoirs, rivers, lakes)	33
2.1.1. Spatio-temporal dynamics of mycobiota (aquatic-obligate species and terrigenous species).....	33
2.1.2. Assessment of interrelation between fungal development and some of hydrological factors	61
2.1.3. Structure of mycobiota on fish and in water.....	66
2.1.4. Peculiarities of fungal allocation in different types of bottoms	68
2.2. Reaction of aquatic mycobiota on pollution: technogenic transformation of communities	71
2.2.1. Bioindication of pollution by means of oomycetes	71
2.2.2. Bioindication of pollution by means of terrestrial micromycetes.....	73
2.2.3. Species-bioindicators.....	80
2.3. Investigation of structural and functional organization of fungal communities in soil.....	81
2.3.1. Spacious and seasonal dynamic of micromycetes in the undisturbed soils of South taiga	85
2.3.2. Peculiarities of mycobiota in peat soils of different trophics (upper and lower)	93
2.3.3. Mycobiota of upper peat soils in different climate zones	94
2.3.4. Comparison of mycobiota in flood-lands and bottoms...	97
2.4. Response of soil micromycetes to some damage effects.....	100
2.4.1. Effect of traffic press on the variability of synecological indexes of mycobiota	105
2.4.2. Response of micromycete communities to mixed pollution (pollution from transport and chemical industry)....	109

2.4.3. Response of micromycetes to phosphogypsum waste pollution of soil	112
2.4.4. Response of mycobiota to oil pollution	113
Chapter 3. Evaluation of bioindicate importance of population features of fungi. Level of populations	126
3.1. Morphologic and cultural markers in discrimination of populations	128
3.2. Molecular markers in discrimination of populations	128
3.3. Bioindicate importance of population features of phytopathogenic fungi	130
3.3.1. Qualitative differences of isozymic profiles	134
3.3.2. Quantitative modifications of isozymic profiles	135
Chapter 4. Biotesting of environmental quality on the basis of response of fungal pure cultures. Level of organisms	141
4.1. Spore germination and growth	150
4.2. Biomass accumulation	159
4.3. Morphology and of growing rate of fungal colonies	164
4.4. Rate of organic matter mineralization	166
4.5. Izozymic profiles	167
Conclusion	170
References	173

Научное издание

Терехова Вера Александровна

**МИКРОМИЦЕТЫ
В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ
ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ
ЭКОСИСТЕМ**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института проблем
экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *А.М. Гидалевич*

Художник *Ю.И. Духовская*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *Р.В. Молоканова, Т.И. Шеповалова*

Подписано к печати 23.11.2006

Формат 60 × 90 1/16. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 13,5. Усл.кр.-отг. 14,0. Уч.-изд.л. 14,0

Тираж 700 экз. (РФФИ – 400 экз.)

Тип. зак. 3851

Издательство «Наука»

117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru

www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов

в ГУП «Типография «Наука»

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12